5 6 0 f 2

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

XIII

LA ZOOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

par

Renaud PAULIAN

PUBLICATIONS
DE
L'INSTITUT DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
TANANARIVE — TSIMBAZAZA

1961

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Ce volume de la FAUNE DE MADAGASCAR a été publié grâce au concours financier de l'Institut des Hautes Etudes de Tananarive et de la Direction de l'Enseignement Supérieur.

LA FAUNE DE MADAGASCAR

est publiée par livraisons séparées correspondant chacune à un groupe zoologique. L'ordre de publication est indépendant de l'ordre systématique général

---

EN VENTE

à l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar
B.P. 434, Tananarive

Adresser toute la correspondance concernant la Faune à M. l'Inspecteur Général R. Paulian, Secrétaire Général de la Faune de Madagascar, Institut d'Etudes Centre-africaines, B.P. 181, Brazzaville (République du Congo)

Source : MNHN, Paris

S 6072

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

XIII

LA ZOOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

par

Renaud PAULIAN

PUBLICATIONS
DE
L'INSTITUT DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
TANANARIVE — TSIMBAZAZA

1961

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

DU MEME AUTEUR

Les premiers états des Staphylinoidea, Etude de Morphologie comparée. — Mém. Muséum, (n.s.), XV, 1941, p. 1-361, 1367 figs, 2 pls (Thèse Sciences, Paris).

Faune de France. 38. *Coléoptères* Scarabéides. — Paris, LECHEVALIER, 1941, 240 p., 445 figs (première édition épuisée). — 1959, 298 p., 445 figs (2e édition).

Les Coléoptères. — Paris, PAYOT, 396 p., 164 figs, 14 pls, 1943.

La vie des Scarabées. — Paris, N.R.F., 233 p. 29 figs, 1945 (édition française épuisée, édition italienne parue en 1947).

Faune de l'Empire français, III, Coléoptères Scarabéides de l'Indochine française (première partie). — Paris, LAROSE, 228 p., 105 figs, 1 carte, 1945.

Faune de l'Empire français, VII, Coléoptères des Antilles I. — Paris, LAROSE, p. 1-84, 98-103, 140-164, 140 figs, 1947.

Observations écologiques en forêt de basse Côte-d'Ivoire. — Paris, LECHEVALIER, 150 p., 52 figs, 2 pls, 1947.

Les Insectes des Palmiers. — Paris, LECHEVALIER, 904 p., 638 figs (avec P. LEPESME, GHESQUIÈRE, BOURGOGNE, CAIRASCHI et VILLIERS).

Traité de Zoologie, IX, Coléoptères *Heterogastra* et *Haplogastra,* p. 892-1026, figs 590 à 717, 1 pl., 1949.

Un naturaliste en Côte-d'Ivoire. — Paris, STOCK, 225 p., 50 figs, 1949.

La vie larvaire des Insectes. — Mém. Muséum, (n.s.) XXX, 205 p., 123 figs, 5 pls, 1950.

Les Insectes nuisibles aux cultures dans la région de Tananarive. — Public. I.R.S.M., 120 p., figs, 6 pls, 1950.

Les Corylophides d'Afrique. — Mém. I.F.A.N., 12, 129 p., 86 figs, 1950.

Papillons communs de Madagascar. — Public. I.R.S.M., 91 p., 37 pls, figs, 1951.

Faune des nids et des terriers en basse Côte-d'Ivoire. — Paris, LECHEVALIER, 1952, 116 p., 139 figs (avec Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE).

Les animaux protégés de Madagascar. — Public. I.R.S.M., 60 p., 6 pls.

Faune de Madagascar, II. Insectes Lépidoptères *Danaidæ, Nymphalidæ, Acraeidæ.* — Public. I.R.S.M., 102 p., 2 pls col., 110 figs, 1956.

Atlas des Larves d'Insectes de France. — Paris, BOUBÉE, 222 p., 20 pls, 80 figs, 1956.

Faune de Madagascar. V. Insectes *Mantodea.* — Public. I.R.S.M., 102 p., 63 figs, 1957.

Source : MNHN, Paris

Ce livre est dédié à tous ceux, Malgaches, Français ou étrangers, qui, sur le terrain ou au laboratoire, à Madagascar ou de par le Monde, ont accepté pendant quatorze années de coopérer à nos recherches sur la faune de la Terre de Promission des Naturalistes. Sans leurs efforts, sans l'exploration pénible des hauts sommets ou des atolls, sans les marches sous la pluie, sans la patience des préparateurs, sans le dévouement des spécialistes, sans l'inlassable complaisance des amis auxquels tant de problèmes ont été soumis, cette tentative de synthèse, quelque imparfaite soit-elle, eut été impossible. Celle-ci est ainsi le résultat d'une très vaste collaboration internationale, et fait figure d'œuvre collective plus que d'œuvre personnelle.

Nous voudrions dédier aussi notre travail aux morts qui, de Flacourt à Seyrig et à Alfred et Guillaume Grandidier, ont donné le meilleur d'eux-mêmes à l'étude de l'Ile Rouge.

Source : MNHN, Paris

LA ZOOGÉOGRAPHIE DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

PAR

Renaud PAULIAN

DOCTEUR ÈS SCIENCES

INSPECTEUR GÉNÉRAL DE RECHERCHES (O.R.S.T.O.M.)

DIRECTEUR-ADJOINT DE L'INSTITUT DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE DE MADAGASCAR

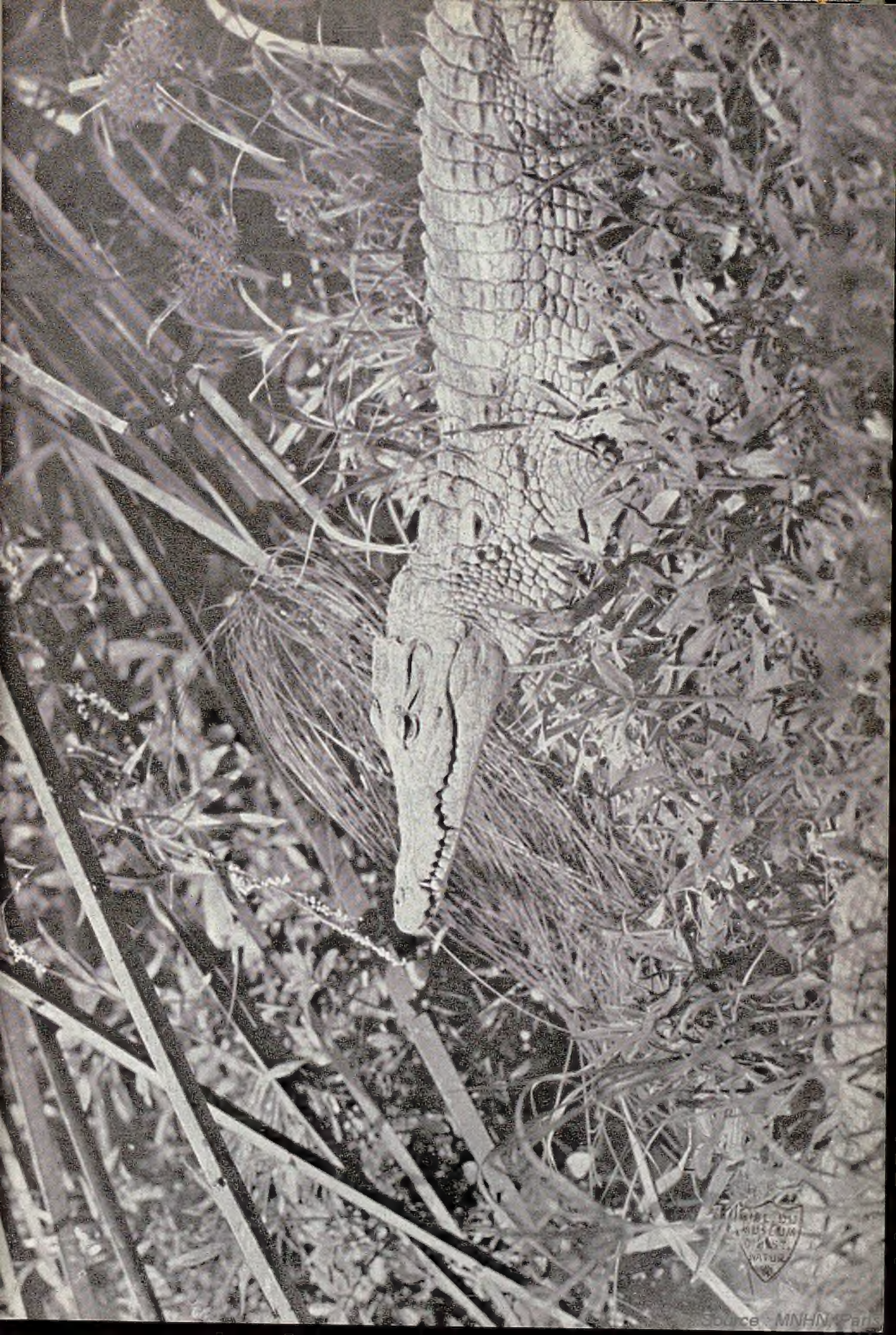
The fifth suggested working principle of zoogeography is to remember that animals are living things which are constantly... forming new geographical patterns.

DARLINGTON
Zoogeography, 1957

il ne reste plus (de la répartition des animaux et des végétaux) qu'une répartition insensée, avec des aires disjointes, des témoins de toutes les catastrophes et de tous les exodes.

R. FURON
Causes de la répartition des êtres vivants,
Paris, 1958

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planche 1. — *Crocodilus niloticus* (cliché Pitot de la Beaujardière).

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

pages

INTRODUCTION 11

PREMIERE PARTIE

Géographie physique de Madagascar

CHAPITRE I. — Généralités 19
CHAPITRE II. — Paléogéographie 65
CHAPITRE III. — Paléoclimatologie 72

DEUXIEME PARTIE

Etat actuel de nos connaissances sur la faune de Madagascar

CHAPITRE I. — Historique 77
CHAPITRE II. — Problèmes méthodologiques 81
CHAPITRE III. — La faune terrestre 85
1. Les caractères dominants des principaux milieux. 85
2. Revue des divers groupes zoologiques malgaches. 123
3. Etat actuel de nos connaissances sur la faune marine 244

TROISIEME PARTIE

Les problèmes biogéographiques

CHAPITRE I. — Composition de la faune de Madagascar. 245
A. — Les espèces dites de la région malgache 245
B. — Les affinités africaines 259
C. — Les affinités orientales 262
D. — Les affinités néotropicales 265
E. — Les éléments australs 269
F. — Les éléments zanzibaro-malgaches 272
G. — Les formes maritimes 275
CHAPITRE II. — Homogénéité ou hétérogénéité de la faune malgache 282
CHAPITRE III. — Les espèces importées récemment 297
CHAPITRE IV. — Les espèces disparues récemment 303
CHAPITRE V. — Les lacunes de la faune malgache 307
CHAPITRE VI. — La distribution des espèces à l'intérieur de l'Ile 309
CHAPITRE VII. — La spéciation insulaire 335

Source : MNHN, Paris

pages
Considérations générales 335
Les divers types de spéciation à Madagascar..... 340
Les facteurs de la spéciation à Madagascar..... 360
Les espèces sympatriques..... 364
Spéciation et formation de la faune malgache..... 374

QUATRIEME PARTIE

L'environnement insulaire de Madagascar et le peuplement des îles océaniques

CHAPITRE I. - L'environnement insulaire de Madagascar..... 381
CHAPITRE II. Le problème des espèces importées 403

CONCLUSIONS 419

BIBLIOGRAPHIE 435

INDEX DES NOMS SCIENTIFIQUES CITES 443
INDEX ALPHABETIQUE DES NOMS D'AUTEURS CITES 473
INDEX DES CARTES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE.... 477
TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE..... 483

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'ensemble des archipels, des îles et des îlots qui, au sud de l'Equateur et dans l'Ouest de l'océan Indien, entourent Madagascar, constitue une entité géographique bien définie Il suffit de regarder une carte pour s'en persuader Aussi dissemblables soient-elles de taille, de relief ou de végétation, ces îles sont soumises par ailleurs à un complexe d'actions physiques comparables. En particulier (figs 34 à 37) elles sont parcourues par les mêmes courants et balayées par les mêmes vents, où dominent nettement les directions NE SO ou E — O (*cf.* p. 61).

Aussi est-il d'usage d'étudier en bloc cette région, souvent appelée «région malgache» mais qu'il vaudrait mieux, avec R. Mamet, pour ne pas préjuger de son unité biologique, nommer «domaine insulaire de l'océan Indien Occidental», si cette formule, par sa longueur, n'était d'emploi malaisé.

La complexité de détail de la région, l'opposition entre les divers types d'îles, le soin avec lequel certaines d'entre elles (les Séchelles ou Maurice, par exemple) ont été étudiées, font du domaine insulaire de l'océan Indien Occidental l'une de ces zones privilégiées, où le biogéographe peut étudier à la fois les problèmes historiques et les faits actuels de l'indigénation et de la spéciation. L'originalité de la faune malgache contribue à inciter les naturalistes à en étudier l'écologie et les adaptations.

Les hasards d'un séjour de quatorze années à Madagascar et des déplacements dans la plupart des petites îles de la dition (à l'exception des Séchelles, pour lesquelles l'admirable étude de Scott constitue une base excellente, et de quelques atolls du Nord-Est), des récoltes dans certaines îles où aucun naturaliste n'avait jamais débarqué, nous ont incité à tenter une étude d'ensemble de la faune de la région (1).

(1 Si nous insistons ainsi sur l'importance du travail prolongé sur place, un exemple emprunté à Oudemans nous justifiera peut-être. Se basant sur un ensemble de documents bibliographiques et de raisonnements rigoureux, cet auteur donne Tromelin comme patrie à un Raphidé, l'Oiseau de Nazareth de Cauche Bien que reprise, sous le nom de Dodo, dans un récent roman d'aventures, cette localisation ne résiste pas à un séjour de dix minutes sur Tromelin Encore faut il y aller. Et même ainsi, les auteurs en apparence sérieux ne se privent pas de broder. Garneray, dans ses «Scènes maritimes», n'hésite pas à décrire la rencontre qu'il fit, à Coetivy, d'un Æpyornithe vivant et de nombreux œufs d'Oiseaux de ce groupe !

Source : MNHN, Paris

Utilisant tout ce que la bibliographie a pu nous fournir sur la faune de la région et les résultats des récoltes du personnel de l'I.R.S.M., nous allons analyser ici la distribution des animaux des divers groupes dans les îles de la région malgache.

Bien qu'encore très imparfaite, notre connaissance de cette faune a été profondément bouleversée par les résultats des travaux des treize dernières années, et l'on peut supposer que les recherches futures, qui compléteront certainement bien des points encore douteux, et qui corrigeront sans doute des erreurs, ne modifieront plus, sur le fond, nos conclusions.

Nous allons donc essayer de définir les caractéristiques physiques du monde malgache, passer en revue les diverses familles animales représentées à Madagascar, puis examiner successivement :

a. Si, à l'unité géographique du domaine insulaire de l'océan Indien Occidental, répond une entité faunistique, ou si les faunes étudiées sont dissemblables;

b. Comment s'est formée la faune de ce domaine, quels sont ses particularités, ses origines et son mode d'évolution.

L'étude ainsi entreprise n'est pas, bien entendu, et de loin, la première à tenter d'apporter une solution à ces questions.

Pour presque tous les auteurs, l'ensemble des îles et îlots de l'océan Indien Occidental, des Comores à Rodriguez et, en général, les Séchelles et Madagascar, forme une unité biogéographique. Si l'on a discuté sur le rang à donner à cette unité, sur son rattachement à l'Afrique ou à l'Inde, voire sur son autonomie, fort peu de chercheurs ont envisagé l'hétérogénéité foncière de la région. En 1954 encore, SCHILDER procédant à un dépouillement statistique, à la vérité assez grossier, du *Coleopterorum Catalogus*, parle d'une région malgache, étendue du reste à Tristan d'Acunha, Kerguélen, les Cocos, les Laquedives et les Maldives; il souligne, il est vrai, la pauvreté relative de cette région et ses traits africains.

Pourtant SCOTT, au terme d'une très remarquable analyse de la faune des Séchelles, concluait déjà, en 1932, à la profonde séparation entre les Séchelles, les îlots qui les entourent et les îles septentrionales, d'une part, et Madagascar de l'autre. GARDINER, à la même époque, écrivait que les Séchelles avaient dû avoir «a continuous island existence since early tertiary times»; que la faune marine des hauts-fonds des Chagos était extrêmement pauvre, ce qui militait en faveur de leur très ancien isolement. Il affirmait enfin «Gondwanaland... is in my opinion a doubtful proposition», soulignant que les arguments biologiques, seuls invoqués, n'exigent nullement l'existence du continent de Gondwana.

Source : MNHN, Paris

COCKERELL (1), toujours à la même époque et portant le problème plus haut, disait : «... There are some similarities in the southern fauna round the world, the most striking example being that of the subfamily *Dilophaglossinæ*... I ... believe... that they are outlying survivors of a group which once existed in most parts of the world. They are among the most primitive of existing bees and, as a group, must have largely given way to more modern types.»

Point de vue que DAHL avait soutenu dès 1923 pour expliquer la répartition des Tapirs.

MATTHEWS et après lui SIMPSON, se fondant essentiellement sur la géologie et sur les Mammifères, ont affirmé de leur côté le caractère parfaitement océanique de Madagascar.

PAULIAN (1935), à propos d'un groupe limité de Coléoptères, insistait sur les divergences existant entre la faune des Mascareignes et celle de Madagascar. Mais c'est MILLOT (1948 et 1952) qui le premier a affirmé de façon catégorique l'éclatement de la région malgache et l'isolement de Madagascar, d'une part, des Mascareignes de l'autre. L'examen d'ensemble de la faune entomologique de Madagascar a amené PAULIAN (1952) aux mêmes conclusions, qui n'ont cependant pas été acceptées par divers auteurs, en dehors de SCHILDER cité plus haut, tels JEANNEL (1954) et VANDEL (1952), sans parler de CROIZAT.

Il faut bien avouer que, pour les premiers auteurs, les limites de la région — ou de la sous-région malgache — ressortaient plus des données de la géographie physique que de l'analyse biologique. Les petites îles, à faune de Vertébrés pauvre ou nulle, devaient être rattachées à quelque chose, et ce quelque chose était, logiquement, la terre la plus proche, justement une terre à faune très spécialisée, Madagascar, terre des Lémuriens.

Cette conception a été renforcée, pour les auteurs plus récents, par l'existence d'un certain nombre d'espèces ou de genres présents dans toute la région (voir p. 245), et interprétés comme témoins d'une unité ancienne. Pour JEANNEL et ses disciples, la présence à Maurice et à la Réunion de nombreuses formes à affinités malgaches est considérée comme une preuve formelle de cette unité. Nous verrons plus loin ce que l'on peut en penser.

On a aussi voulu s'appuyer sur l'idée de GARDINER selon qui les atolls des archipels indiens seraient les restes de terres submergées plus étendues En fait, même en retenant l'hypothèse

(1) T.D.A. COCKERELL — African bees of the genera *Ceratina*, *Halictus* and *Megachile*. - London, B.M., 1937.

Source : MNHN, Paris

de GARDINER, la rareté des paléo-endémiques, l'absence aussi de roches anciennes en surface, oblige à considérer que les atolls actuels, même s'ils ne sont que les restes réduits de formations jadis plus étendues, n'ont pu se construire que sur des hauts-fonds submergés, et n'ont par suite pas supporté une faune ancienne. La présence d'endémiques parfois très spécialisés ne suffit pas à modifier cette position.

Quoi qu'il en soit, la biogéographie de la région insulaire de l'océan Indien Occidental a été jusqu'ici considérée comme :

a. Etablissant l'unité paléogéographique de la région, soit dans un système mobiliste, soit dans un système d'effondrements;

b. Etablissant au contraire l'hétérogénéité passée de cette région et rejetant à la fois les hypothèses mobilistes et les hypothèses d'effondrements, comme inutiles pour le cas d'espèce.

Mais l'intérêt de l'étude de la faune malgache ne se limite pas à la solution du problème posé par l'existence de ces deux affirmations, qui, nous devons le souligner, ont trouvé toutes deux d'éminents défenseurs.

La région malgache, au sens des anciens auteurs, a en effet fourni aux biogéographes un terrain d'application pour leurs conceptions; elle est particulièrement favorable à une confrontation des méthodes et des hypothèses biogéographiques, et c'est l'étude de cette faune qui a amené MILLOT à sa position franchement antigondwanienne. C'est dans cette région que des exemples de peuplement, par voie passive aussi bien qu'active, de l'espace biologique convenable ont été trouvés

Si notre étude a pour objet, nettement défini, d'analyser la faune de Madagascar et, à un moindre degré, celle des îles voisines, elle ne pourra par suite pas se limiter à cet examen mais sera amenée à prendre position dans le domaine, âprement discuté, des théories biogéographiques.

Avant d'essayer tout à la fois de prendre parti dans le débat et d'aboutir à une conclusion, il nous paraît indispensable de revoir certaines conceptions biogéographiques de base. Trop souvent, en effet, l'acceptation, en quelque sorte automatique, des idées admises jusque là, a empêché tout progrès. Dans un domaine aussi profondément conjectural qu'est, et que restera toujours, la biogéographie, la révision périodique des notions habituelles est une nécessité absolue

Nous ne prétendons pas ici refaire l'édifice patiemment construit par des générations de chercheurs, mais, sur un terrain qui nous est particulièrement familier, essayer d'écarter les hypothèses ou les systèmes a priori, rendre leur valeur exacte aux faits, aux faits

Source : MNHN, Paris

seuls, et de ces faits tirer les principes qui nous aideront à retracer l'histoire passée d'une des régions du globe où les phénomènes de formation des espèces et d'évolution ont été le plus intense.

Malgré les efforts des écologistes tels DAHL, HESSE, PRENANT et les auteurs de l'école finlandaise et scandinave, l'étude de la répartition géographique des animaux est restée marquée d'un extrême formalisme et d'une certaine rigidité toute mathématique. On a presque toujours tenté de la ramener à un ensemble d'équations, après acceptation du postulat suivant

L'espèce 1 existe dans les pays A et B, donc ces pays ont été en communication directe; elle manque au pays C, donc celui-ci est demeuré isolé des deux autres.

Et plus la biogéographie se développait, plus les *absences* étaient négligées au profit des *présences*.

Il y a, pour une telle orientation des recherches, de multiples justifications, dont certaines de grand poids. Il ne fait aucun doute, en outre, que l'analyse de la répartition des relictes glaciaires, poursuivie par l'école autrichienne dans les Alpes et par l'école scandinave en Suède et en Finlande, a apporté un faisceau de faits, remarquablement établis et d'un intérêt de tout premier plan, en faveur du postulat de base. Peut-être simplement le passage du particulier au général a-t-il été trop rapide et absolu.

Deux grandes méthodes ont été appliquées, dans cet esprit, à la biogéographie.

La méthode analytique, dont le professeur JEANNEL a été le partisan le plus convaincu et l'exposant le plus audacieux, est basée sur une connaissance très précise des caractères taxonomiques, une réévaluation des caractères néogénétiques et des caractères paléogénétiques, et une classification phylogénétique aussi naturelle que possible. Seules seront utilisées, pour une reconstruction paléogéographique, les lignées qui auront au préalable été l'objet d'une révision détaillée et minutieuse; mais, si on limite ainsi le choix des matériaux à employer, du moins se sentira-t-on en droit d'exploiter ceux-ci pleinement, et on n'hésitera pas à bâtir, sur la répartition d'un groupe de quelques espèces parfaitement étudiées, une reconstruction détaillée et datée des terres passées.

Cette méthode a transformé l'entomologie classique, lui a fourni de nouveaux champs d'action et de nouveaux buts, et lui a conféré une place de premier rang parmi les disciplines biogéographiques, alors qu'elle avait jusque là été, en la matière, délaissée au profit de la mammalogie et de la conchyliologie. Quelle que soit la place

Source : MNHN, Paris

que se voient accordées les conceptions biogéographiques issues de ces travaux, ceux-ci auront été d'exceptionnelle importance pour le développement des Sciences biologiques.

Tout autre est la méthode statistique, appliquée dès l'origine des recherches biogéographiques, préconisée par de PEYERIMHOFF et systématisée par SCHILDER. Admettant l'imperfection de nos connaissances tant faunistiques que taxonomiques, cette méthode propose en somme d'y pallier par l'emploi des grands nombres. En dépouillant les catalogues, on dresse un tableau des pourcentages d'espèces ayant telle ou telle répartition, on chiffre les affinités et les différences et on en déduit les anciennes relations géographiques entre régions aujourd'hui réunies ou séparées.

Si nous admettons le postulat initial, ces deux méthodes doivent être acceptées comme également valables (1) et concourent à découvrir la vérité paléogéographique. Mais il ne manque pas d'auteurs qui, au cours des cent cinquante dernières années, ont condamné ce qu'ils considéraient comme l'exagération des méthodes biogéographiques, et qui ont affirmé que les espèces animales n'étaient pas liées dans leurs déplacements (quelle qu'en soit la cause) à des communications intercontinentales matérialisées sur la carte par des ponts ou une contiguité momentanée. Incidemment, d'autres auteurs ont pu établir des cas précis de transports passifs à distance, à l'occasion de cyclones ou lors de recherches aériennes sur la faune des couches atmosphériques

D'autre part, il semble que, *volens nolens*, les biogéographes ont toujours interprété le peuplement actuel des terres comme un phénomène statique et admis, au moins implicitement, que l'époque actuelle correspondait à une phase de stabilité Les mouvements animaux des temps géologiques différeraient ainsi profondément des mouvements que l'on peut observer à l'heure actuelle sous l'influence des transports humains et autres.

En pratique, nulle part ou presque, on ne voit énoncer le caractère essentiellement momentané des observations que l'on peut faire et on ne semble pas heurté par l'opposition entre la stabilité,

(1) L'opposition entre ces deux méthodes — qui du reste ressort des fausses oppositions et ne résiste pas à l'analyse dialectique — se retrouve dans bien d'autres disciplines scientifiques. N'évoque-t-elle pas en effet la fausse opposition entre extension et restriction évoquée par C. LÉVI STRAUSS (Anthropologie structurale, Paris, Plon, 1958, p 316) à propos des règles de la méthode structuraliste et des observations de GOLDSTEIN. Il semble que, presque au même moment, et dans les sciences les plus diverses, la substitution de l'analyse dialectique à la brutale interprétation exclusivement unilatérale soit ainsi envisagée et puisse être fructueusement appliquée.

Source : MNHN, Paris

l'immobilité des images biogéographiques que l'on propose, et le fait que l'on admet, en même temps, la formation continue de nouvelles entités taxonomiques. Subconsciemment on limite la formation actuelle de ces nouveaux taxa à des formes de rang subspécifique et on postule l'ancienneté et la stabilité des genres et des lignées. Ceci amène à ne tenir compte que des répartitions typiques, achevées, et à écarter toutes les distributions partielles ou incomplètes.

Enfin, on affirme être en mesure de reconstruire, au moyen d'une analyse morphologique minutieuse, des lignées génétiquement valides, ce qui paraît accorder aux caractères morphologiques une importance excessive. Que ces caractères soient, au moins partiellement, la traduction extérieure des facteurs génétiques, rien de plus assuré. Mais toutes les études de morphologie en rapport avec l'écologie des animaux ont montré que, pour un grand groupe zoologique donné, qu'ils soient ou non, en apparence adaptatifs, les caractères morphologiques s'inscrivent en un nombre nettement limité de combinaisons. La reproduction, chez des organismes différents, d'un même caractère à ses degrés divers de développement, ne permet pas d'affirmer la filiation de ces organismes. MORGAN jadis, par l'image d'une collection de haches provenant de tous pays et de toutes époques, en a donné une saisissante illustration. Même en choisissant les caractères strictement non adaptatifs ou supposés tels, même en se limitant par exemple aux caractères tirés des genitalia, on ne peut être certain de ne pas être dupe d'un cas de convergence. Seul l'établissement de la constitution génique des espèces pourrait résoudre le problème. Déjà le recours aux formules chromosomiennes a montré les dangers de l'étude purement morphologique, et cette analyse elle-même n'est pas à l'abri de toute critique KIRIAKOFF en a tiré argument pour rappeler la loi de VAVILOV, dont le danger cependant réside dans la trop grande simplicité.

A l'occasion des fêtes commémoratives de Linné, FELDMAN n'hésita pas (selon RAMSBOTTOM) à préciser que chez les Algues, des caractères dérivés non seulement de la morphologie et de l'anatomie, mais même du mode de reproduction, peuvent être identiques dans des groupes n'ayant aucune affinité réelle. Il réclame des études biochimiques ou cytologiques. Or l'on sait l'importance théorique que l'on a cru pouvoir accorder, chez les Insectes, à la morphologie de l'appareil génital et l'on voit, par cet exemple, les réserves qui s'imposent

Serait parfaite théoriquement l'analyse morphologique, que les lacunes de nos connaissances sur la faune actuelle et l'absence à

Source : MNHN, Paris

peu près totale, pour la plupart des groupes, de connaissances sur la faune disparue, ne nous permettraient pas d'éviter la construction artificielle de séries réunissant en réalité des stades relevant de lignées différentes et n'ayant en commun que le fait de porter sur l'évolution d'un organe donné dans un sens donné

Ces considérations, pour élémentaires qu'elles soient, n'en paraissent pas moins avoir fort peu arrêté les biogéographes jusqu'ici, et seul de Cayeux a proposé une biogéographie quelque peu révolutionnaire, faisant une large part à la puissance naturelle d'expansion des espèces animales dans tout l'espace biologiquement convenable qui leur est ouvert.

En essayant de décrire la faune de la région malgache et de définir ses caractères et son évolution nous apporterons donc une contribution à la biogéographie générale. Contribution limitée certes, et par l'imperfection de nos moyens, et par la faible extension de la zone étudiée, mais contribution peut-être essentielle quand même, si les faits mis en évidence n'acceptent qu'une seule interprétation.

Source : MNHN, Paris

PREMIERE PARTIE

GEOGRAPHIE PHYSIQUE

CHAPITRE PREMIER

GENERALITES

580.000 kilomètres carrés, 1.500 kilomètres de long, 600 kilomètres de plus grande largeur, aucun sommet de plus de 3.000 mètres, mais une longue suite de montagnes dont l'altitude varie entre 2.860 mètres et 2.000 mètres, Madagascar est, par les dimensions, la troisième île du monde (1).

Le relief de Madagascar est très complexe en apparence, relativement simple en réalité. Il comprend essentiellement un massif granitogneissique, une série de zones gréseuses et calcaires et des intrusions volcaniques (carte hors texte 1); chacun de ces éléments diffère profondément des autres dans sa morphologie.

Le noyau granito-gneissique (dont l'âge maximum s'établit à 2.420 MA, avec une série de cycles s'échelonnant autour de 2.000, 1.000, 600, 400 et 200 MA) présente un bref piedmont alluvial à l'Est, une zone de collines, puis une haute falaise qui s'étend, nord-sud, d'Antalaha jusqu'au pic Saint-Louis qui domine encore de 600 mètres Fort-Dauphin. Cette falaise, redisséquée par les cours d'eau, au relief brutal, avec de nombreuses cascades, montre entre 600 et 800 mètres un ressaut, puis une vallée, parcourue par divers fleuves et rivières, de largeur faible au Sud (région d'Ifanadiana), beaucoup plus considérable au centre (plaines du Mangoro, d'Anosibe et de l'Alaotra). La crête supérieure de la falaise, qui atteint 1.975 mètres au Sud (Andohahelo), 2.650 mètres au centre (Andringitra), s'abaisse vers 2.000-2.300 mètres vers le Nord, où elle ne présente plus que des sommets peu individualisés. A l'ouest de cette ligne s'étend une vaste zone de plateaux ondulés, pénéplanés, mais très fortement creusés par une érosion secondaire renforcée par le

(1) On sait que le Groenland n'est pas une île mais un archipel encapuchonné de glace.

Source : MNHN, Paris

déboisement. Ces plateaux, d'altitude comprise entre 2.000 et 1.200 mètres, présentent des zones relativement plus élevées et plus horizontales, les *tampoketsa* (d'Ankazobe, d'Analamaitso, etc.), des dépressions marécageuses, à mauvais drainage (cuvette du Betsimitatra, de Sambaina, etc.), et des pointements rocheux irréguliers où la roche, à nu, présente une excoriation en plaques et une érosion en boules.

De très nombreuses vallées, souvent très peu étendues, séparées par des crêtes en général mollement arrondies, occupent les plateaux et portent souvent de petites rizières, cultivées par les habitants de hameaux dispersés, parfois réduits à une seule maison. Là où la dégradation de la végétation n'est pas trop accentuée, les thalwegs sont occupés par une formation forestière digitée.

Des arêtes rocheuses plus ou moins découpées et d'énormes blocs portent une végétation xérophytique.

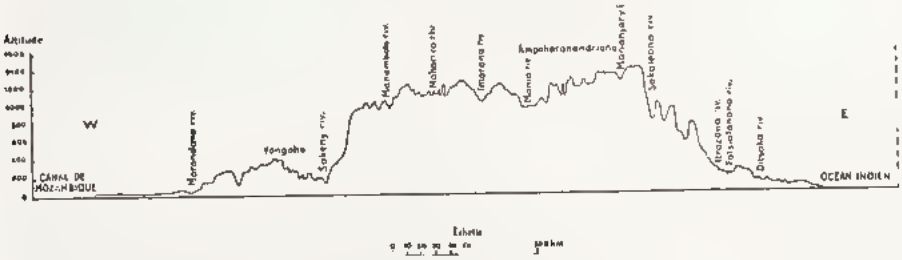


Fig. 1 — Coupe transversale E-O de Madagascar dans sa région centrale

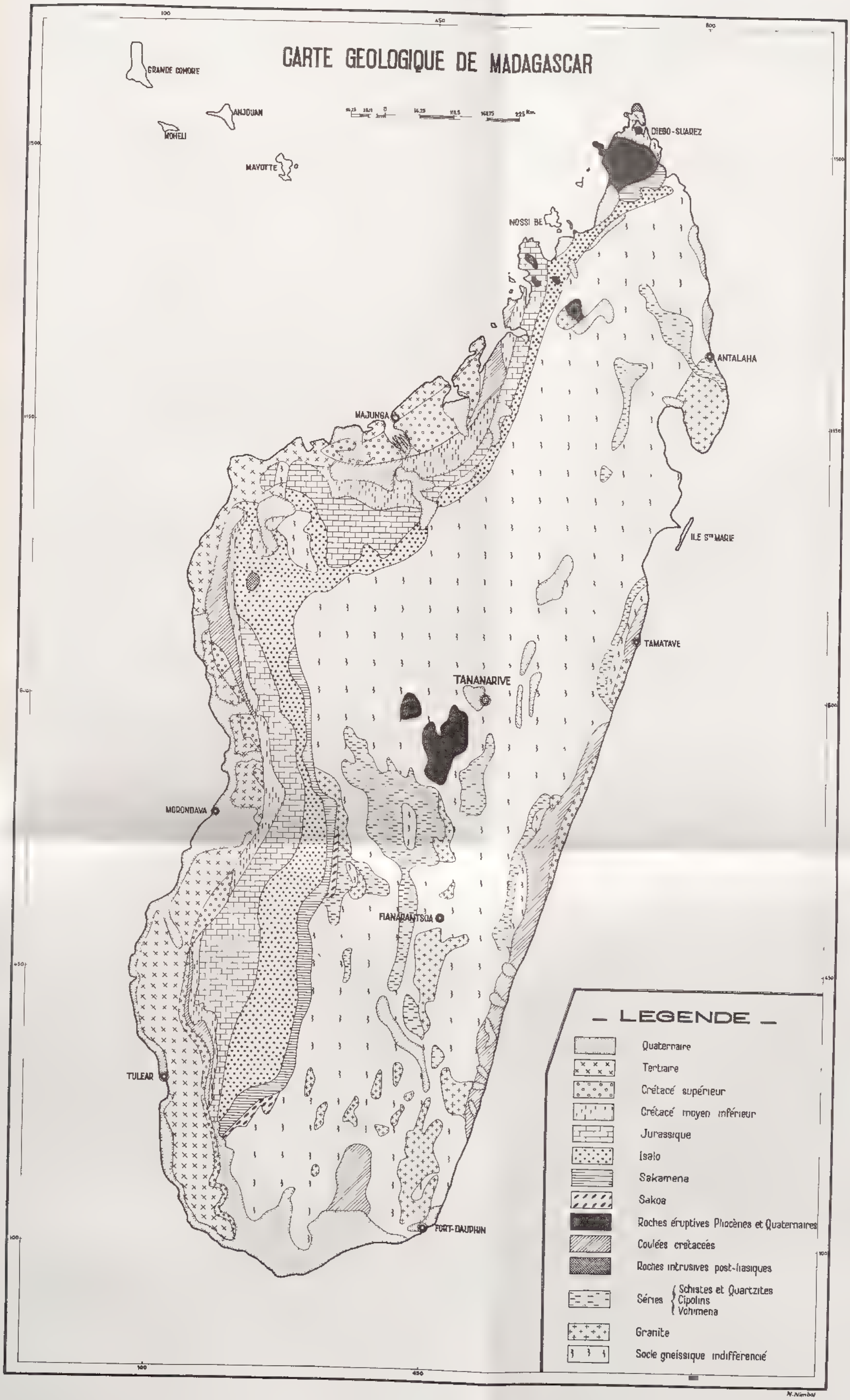
L'ensemble des plateaux subit une intense érosion en nappe, atteignant localement 1 centimètre par an entre la Betsiboka et l'Ikopa, et une érosion par arrachement de pans entiers, creusant de vastes cavités, les *lavaka*.

A leur limite occidentale, les plateaux marquent un léger ressaut Nord-Sud (le *Bongolava*) suivi vers l'Ouest par une déclivité assez forte que les botanistes nomment les «pentes occidentales».

Au pied de cette pente s'étend une zone gréseuse, assez déprimée à l'Est, souvent relevée à l'Ouest en un relief peu marqué, plus ou moins linéaire, parfois profondément redisséqué et ruiniforme La bande gréseuse orientale est souvent marécageuse. Par places, l'érosion donne au paysage des piedmonts de l'Ouest l'aspect typique des bad-lands.

A l'Ouest encore de cette zone gréseuse, commence une bande calcaire, d'abord relevée en reliefs karstiques, puis étendue en plaine à médiocre drainage, où la carapace calcaire peut parfois affleurer sur de larges surfaces.

Source : MNHN, Paris



1. — Carte géologique de Madagascar, d'après H. Besairie.

Source : MNHN, Paris

En bordure du canal de Mozambique, enfin, des terrains alluviaux marécageux forment de vastes mangroves, au moins aux deltas des fleuves, ou aboutissent des rivières à embouchures ennoyées.

Une bande de calcaire crétacé très limitée s'étend aussi en certains points de la côte Est.

Les émissions volcaniques se groupent en trois bandes longitudinales très discontinues :

- Quelques pointements le long de la côte Sud-Est;

— De grands appareils d'âges et d'évolution très divers mais dont les éléments Nord sont relativement très récents et parfaitement conservés, avec de beaux appareils et des lacs de cratère (volcan de l'Androy, Ankaratra, Itasy, Analamaitso, Nosy Be, Tsaratanàna, mont d'Ambre). L'ensemble est vaguement aligné le long d'une ligne centrale Nord-Sud;

— Quelques pointements (Analavelona, zone au sud de Majunga) sur une ligne occidentale.

L'analyse des reliefs malgaches permet de reconnaître neuf cycles de surrection suivis de périodes d'accalmie. De ces cycles, deux sont crétacés et deux tertiaires.

On a pu identifier six surfaces pénéplanisées :

Une surface quaternaire en cours;

Une surface postmiocène s'échelonnant de + 100 à + 900 mètres;

Une surface mésotertiaire, dont l'Horombe est un témoin, s'étageant de + 1 000 à + 1.150 mètres;

Une surface non datable, sans doute fin Crétacé, polycyclique, très disséquée, culminant vers + 1.350 mètres et englobant le sommet de l'Isalo, du Kelihorombe et de l'Imerina;

Deux surfaces jurassiques culminant l'une vers + 1.800 mètres et englobant les *Tampoketsy;* et l'autre plus ancienne, très disséquée, réduite à des alignements de crêtes et située à + 2.000 + 2.300 mètres

Ces surfaces sont limitées par des escarpements qui ne doivent pas être interprétés comme d'origine tectonique mais comme des talus d'érosion.

Il est à noter que les zones de *lavaka* se localisent aux talus de raccordement entre deux surfaces d'érosion.

Les eaux douces

Celles-ci comprennent de grands lacs : Itasy, Kinkony; de vastes zones marécageuses en voie de comblement, graben ou dépressions parfois fermées par le jeu de failles locales

Source : MNHN, Paris

(Alaotra) ou presque comblées (cuvette de Sambaina et de Tananarive); de petits lacs volcaniques (montagne d'Ambre, Nosy Bé, Itasy); de grands fleuves au cours coupé de rapides (Betsiboka, Ikopa, Mangoky); des fleuves dont la plus grande partie se déroule en plaine, avec drainage insuffisant, au milieu d'une zone d'inondation (Manambolo, Tsiribihina), ou formant de véritables deltas intérieurs; des rivières et des ruisseaux à cours torrentueux (des cascades de 50 à 100 mètres ne sont pas rares et les cascades de 5 à 10 mètres partout présentes); des fleuves à cours plus ou moins intermittent (Menarandriana, Linta) ou marqués au moins par de très grandes irrégularités de débit (Mandrare, Onilahy, Mangoky); des lagunes côtières parfois saumâtres (les Pangalanes de la côte Est); des lacs à eau saumâtre ou salée (Tsimanampetsotsa, Ihotry); de très nombreuses cuvettes marécageuses, soit dans la plaine occidentale, du fait du mauvais drainage, soit, sur les plateaux, du fait du relief; des sources très nombreuses, dont certaines sont limitées à des suintements, parfois saisonniers, à la zone de contact entre les sols latéritiques et la roche mère, lorsque cette zone est mise à nu par l'érosion, mais dont d'autres peuvent être thermales ou se présenter, sous forme de résurgences, jusque dans la zone de balancement des marées. En de nombreux points des plateaux existent de véritables tourbières et aussi cette formation spéciale aux régions tropicales que sont les tourbières sur rocher.

Dans leur très grande majorité, les eaux douces sont acides, très pauvres en matières minérales et, au moins en saison des pluies, extraordinairement chargées en limon et en argile colloïdale. Les nappes d'eau stagnante peu profondes se couvrent fréquemment d'un voile d'hydroxyde de fer. Dans les lagunes de la côte Est, et parfois sous forêt, les eaux sont très chargées de tannin d'origine végétale et prennent une teinte ambrée.

Ces eaux ont une flore pauvre et peu variée, pour autant qu'elle ait été étudiée. Plus riche est la flore des mares temporaires et des suintements sur sable

Les eaux souterraines jouent un rôle important dans l'Ile : entre les Pangalanes et la mer existe une nappe continue, de salinité progressivement croissante vers la mer; cette nappe se retrouve sous la plaine sédimentaire orientale jusqu'au pied des collines; les fleuves du Sud ont un sous-écoulement très important, et fleuves, lacs, rivières et ruisseaux présentent presque partout une nappe phréatique littorale étendue; sur fond d'argile latéritique, cependant, certaines nappes ne possèdent pas d'extension phréatique.

Source : MNHN, Paris

Dans le Sud-Ouest et l'Est, les formations calcaires montrent dans les grottes des gours exigus et des lacs, parfois de grande dimension; une nappe souterraine importante paraît relier entre eux certains de ces lacs, et présente par place des sources jaillissantes. Une nappe continue doit exister sous tout le plateau mahafaly. Des nappes en charge ont été détectées récemment, à assez grande profondeur, dans l'Ouest.

Enfin de nombreuses stations sont caractérisées par des filets d'eau s'écoulant en minces films sur les rochers, ou par des mousses humides.

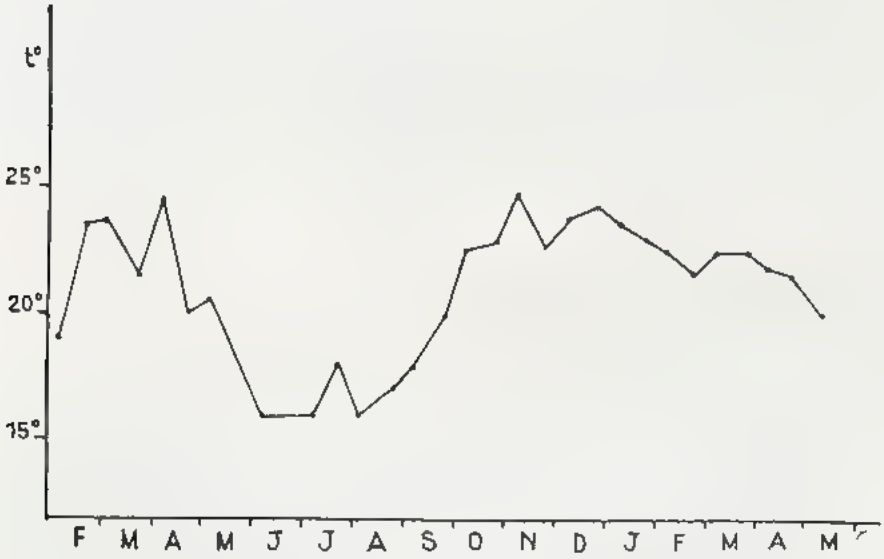


Fig. 2. — Variations annuelles de la température de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

La chimie des eaux douces malgaches n'a pratiquement pas été étudiée. Nous nous bornerons ici à donner les résultats d'analyses inédites effectuées à l'I.R.S.M., sous la direction de Mme Ruf, sur quelques types d'eaux des environs immédiats de Tananarive.

Température. — La température annuelle de l'eau de la rivière Sisaony à Tananarive, en surface, varie, à 9 heures du matin (fig. 2) de 15° à 25°; elle se tient au-dessus de 20° de septembre à mai; ses variations sont atténuées. Dans une rizière alimentée par la même rivière, la température présente des variations analogues,

Source : MNHN, Paris

mais la température est un peu plus élevée en saison chaude et un peu plus basse en saison fraîche (fig. 3), ce qui est parfaitement normal.

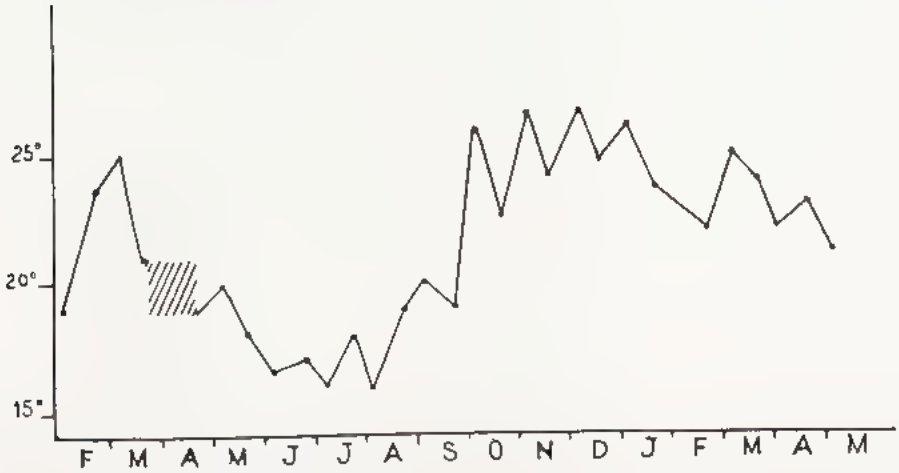


Fig. 3 — Variations annuelles de la température de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin. En hachures, période pendant laquelle la rizière est à sec.

Conductivité. — Les variations de conductivité sont faibles pour la Sisaony, avec un maximum en fin de saison sèche (octobre) et un minimum en saison des pluies (fig. 4); dans la rizière, les valeurs de la conductivité sont un peu plus élevées et présentent surtout,

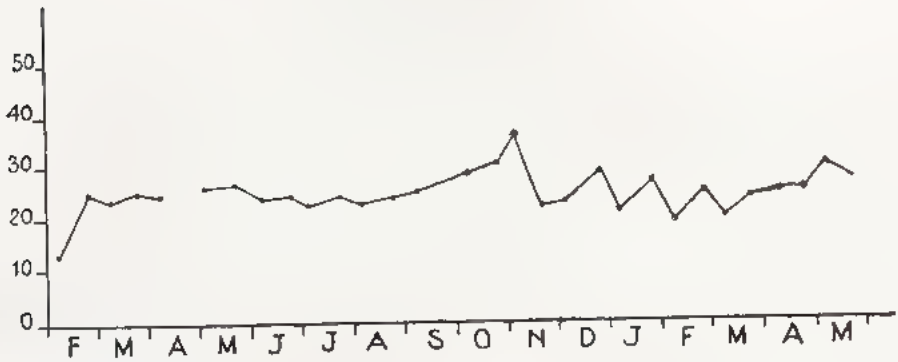


Fig. 4. — Variations annuelles de la conductivité de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Source : MNHN, Paris

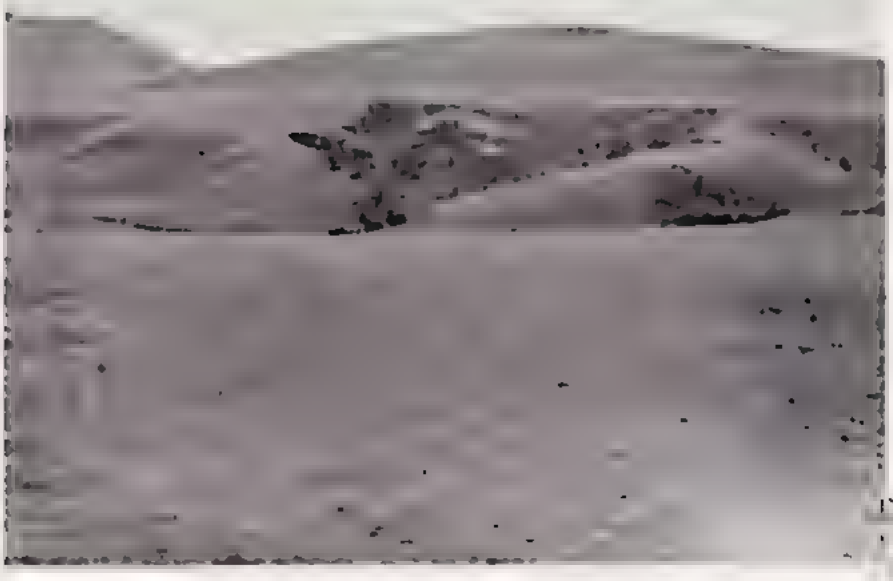


Planche II — Érosion en *lavaka* sur les Hauts-Plateaux, en zone de prairie (Clichés Service Géologique de Madagascar).

Source : MNHN, Paris

en septembre-octobre, un maximum très marqué, plus de quatre fois égal aux valeurs moyennes de l'année (fig. 5).

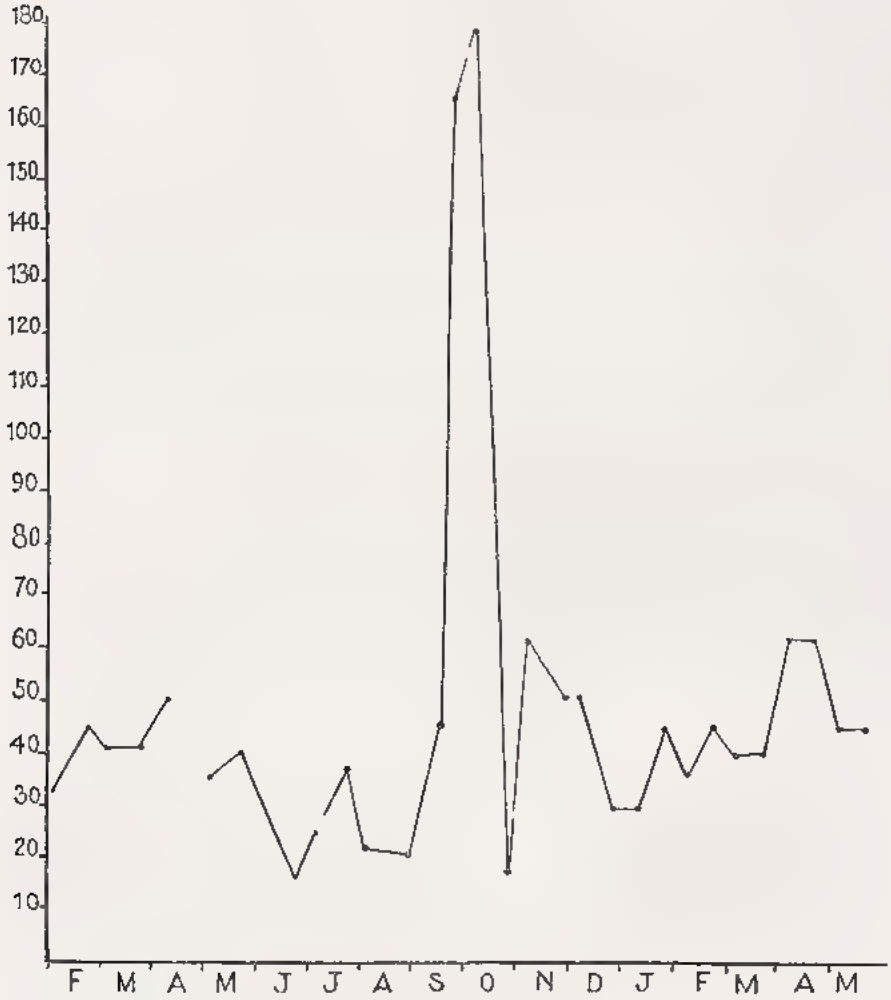


Fig. 5. — Variations annuelles de la conductivité de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Acidité. — L'eau de la Sisaony est presque constamment légèrement acide, à *p*H compris entre 6 et 7; cependant à diverses

Source : MNHN, Paris

reprises (mars, avril, novembre, février) l'eau devient très légèrement alcaline (fig. 6). Dans les rizières, les variations d'acidité sont

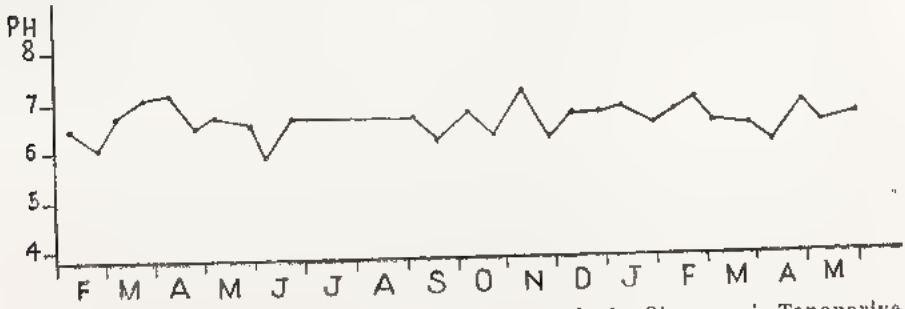


Fig. 6. — Variations annuelles du pH de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

plus fortes, le *p*H pouvant descendre à 5,5; mais ces variations paraissent liées à des particularités locales et non à des changements réguliers sur l'année (figs 7 et 8).

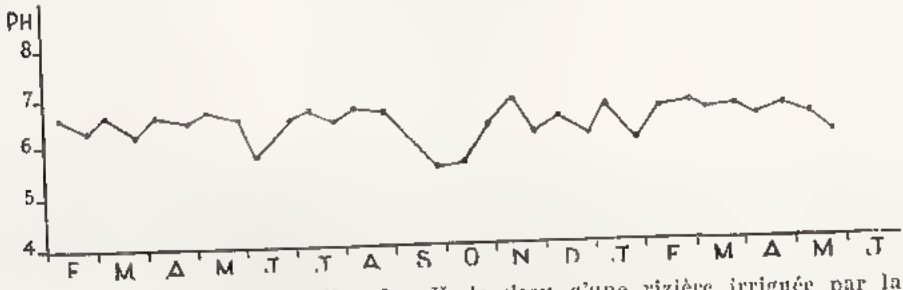


Fig 7. — Variations annuelles du pH de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Oxygène. — Dans la Sisaony les variations de la teneur en oxygène sont faibles, les minima se situant nettement vers la fin de la

Fig. 8. — Variations annuelles du pH de l'eau d'une rizière irriguée par l'Anony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Source : MNHN, Paris

saison des pluies (février-mars) (fig. 9). Dans les rizières constamment en eau, les variations sont plus fortes avec un net maximum en juin-juillet et un minimum de janvier à mars, assez peu marqué (figs 10 et 11).

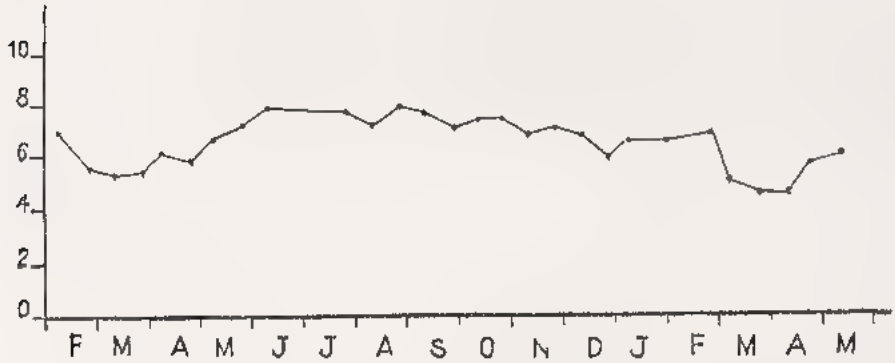


Fig. 9. — Variations annuelles de l'oxygène dissous de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Bien entendu, ces variations dépendent largement des conditions de mise en eau et n'ont aucun caractère absolu Il y aurait là une étude très intéressante à faire, et l'on trouverait sans doute, pour les rizières, une certaine concordance entre la teneur en matières organiques et la teneur en oxygène dissous.

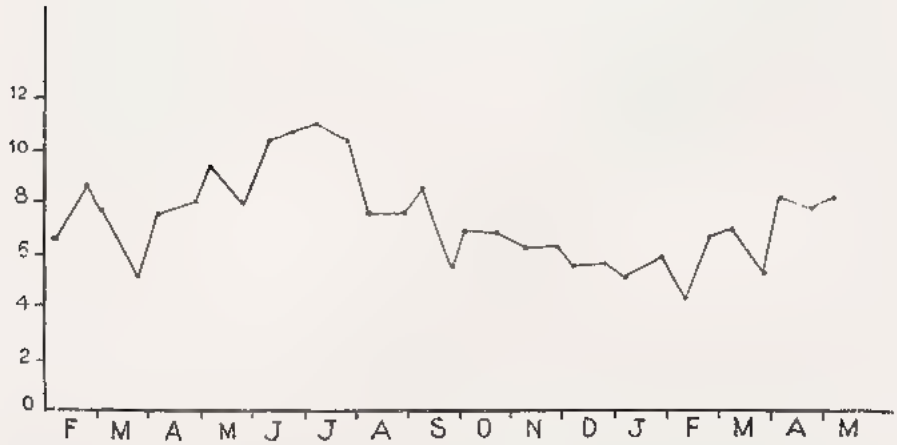


Fig. 10. Variations annuelles de l'oxygène dissous d'une rizière irriguée par l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin

Source : MNHN, Paris

Matières organiques. — Les teneurs en matières organiques de l'eau des rivières sont assez faibles et paraissent montrer, avec un

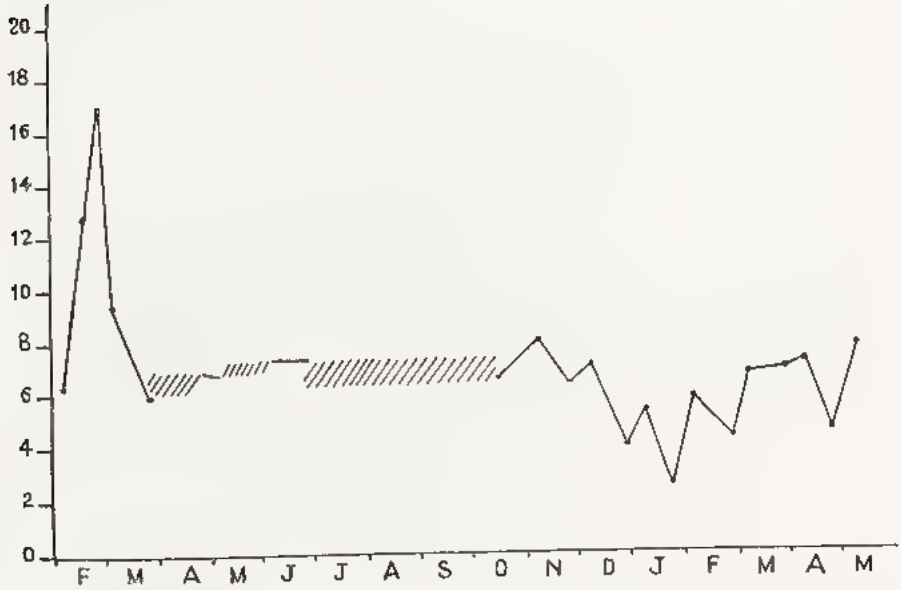


Fig. 11. — Variations annuelles de l'oxygène dissous d'une rizière irriguée, par l'eau de l'Anony, à Tananarive, à 9 heures du matin

minimum en juillet, septembre et octobre, des maxima en saison chaude et pendant le mois d'août (fig 12). Dans les rizières cons-

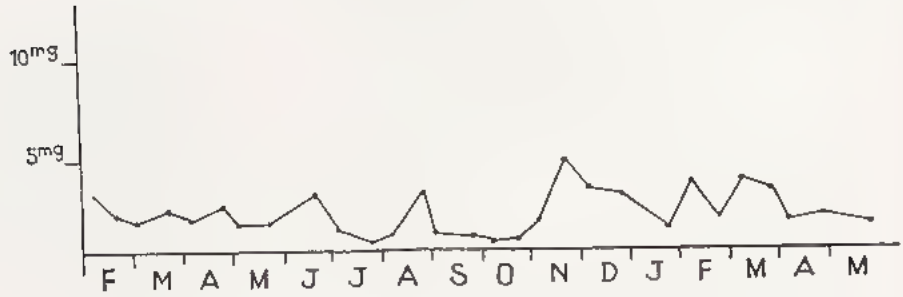


Fig 12. — Variations annuelles de la teneur en matières organiques de l'eau de la Sisaony, à Tananarive

Source : MNHN, Paris

tamment en eau, le maximum, très marqué, se place entre juin et octobre, et représente des teneurs plus de cinq fois plus fortes que celles de l'eau de la rivière voisine (fig. 13)

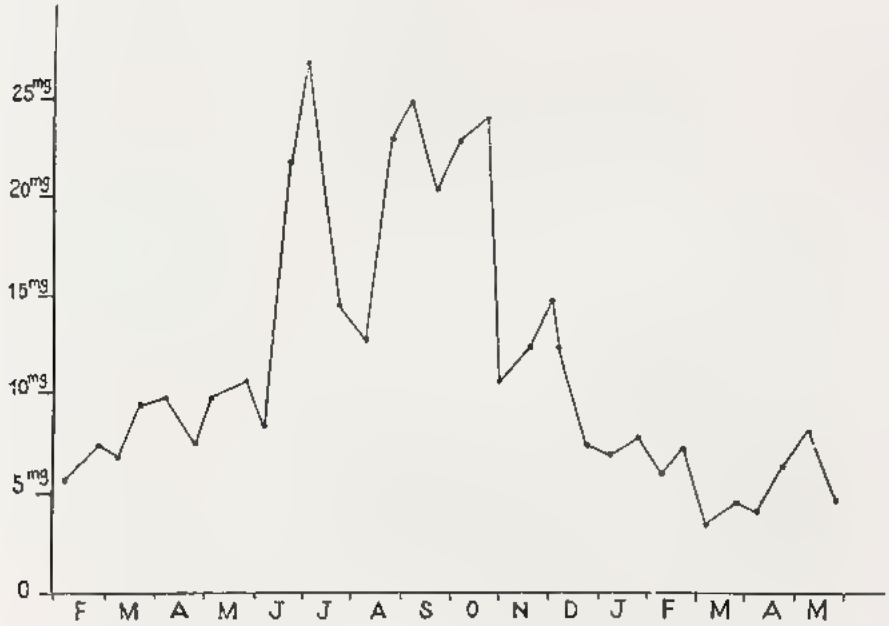


Fig. 13. — Variations annuelles de la teneur en matières organiques de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive

Nitrates et nitrites. - L'eau de la Sisaony présente une teneur en azote nitrique assez faible et régulière, avec peut-être une légère augmentation en fin de saison des pluies (fig. 14). Sur la rizière correspondante, les variations de l'azote nitrique sont extrêmement fortes, peu régulières, avec maximum en saison sèche (fig. 15)

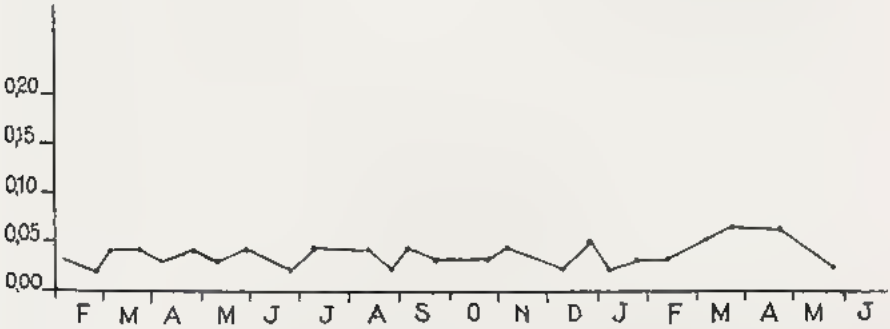


Fig. 14. — Variations annuelles de la teneur en N nitrique de l'eau de la Sisaony, à Tananarive

Source : MNHN, Paris

L'azote nitreux montre des teneurs faibles et peu variables avec cependant, aussi bien dans la rivière que dans la rizière, de nets

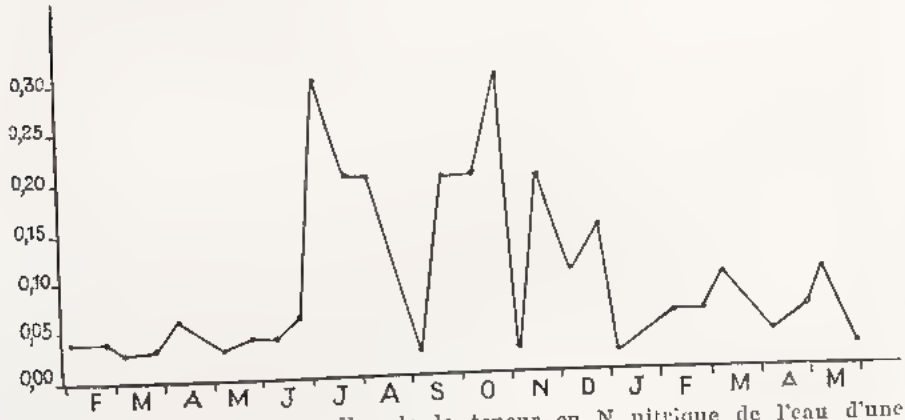


Fig. 15. — Variations annuelles de la teneur en N nitrique de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive

maxima au début de la saison sèche (juin); dans la rizière un second maximum apparaît en fin de saison des pluies (février) (figs 16 et 17).

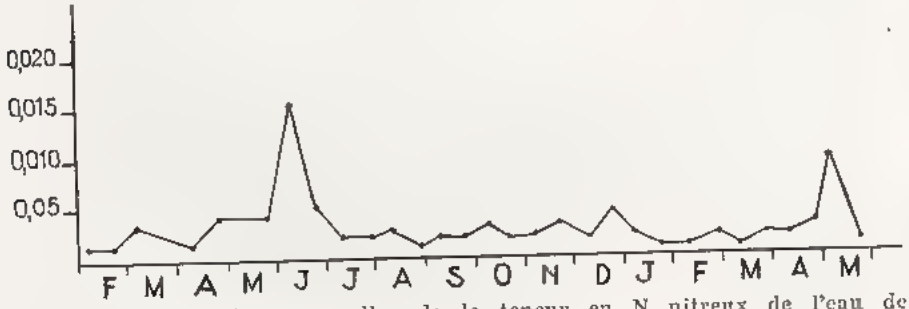


Fig. 16. — Variations annuelles de la teneur en N nitreux de l'eau de la Sisaony, à Tananarive

Fig. 17. — Variations annuelles de la teneur en N nitreux de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive

Source : MNHN, Paris

PEDOLOGIE

Depuis treize ans les sols malgaches ont été très activement étudiés et il est possible d'en définir avec précision les types principaux. Nous empruntons l'essentiel de ce qui suit à un article de J. Riquier et Cl. Moureaux.

Les grands groupes de sols sont (fig. 18) :

a. *Les sols ferrallitiques*, aussi nommés sols latéritiques. Ces sols recouvrent l'est, le centre et les pentes occidentales. Ils ont une haute teneur en fer et alumine, une faible capacité d'échange, une faible teneur en bases, et un *p*H bas. D'une façon très générale, ils sont rouges et c'est à leur grande extension que Madagascar doit son nom d'Ile Rouge.

On peut y reconnaître cinq types distincts : sous forêt; sous *savoka* (c'est-à-dire sous formation secondaire développée après abattage de la forêt); sous prairie (forme extrême de dégradation de la forêt); en altitude, où la teneur en matière organique est très élevée; avec cuirasses ou concrétions, sur de vastes surfaces planes et mal drainées; ces cuirasses sont actuelles ou fossiles. On y rattache un sixième type de sols, faiblement ferrallitiques.

b. *Les sols ferrugineux tropicaux* rouges, normalement, et jaunes sur sols mal drainés. Les diverses variétés de ces sols se distinguent par la nature de la roche mère. Près de Majunga, ils forment des sols fossiles persistant sur des buttes témoins;

c. *Les sols hydromorphes* qui occupent les vallées et les plaines des plateaux, et qui sont mal drainés, soumis à un engorgement temporaire ou permanent. Le cas extrême est fourni par les sols tourbeux

d. *Les sols calcimorphes*, neutres, rendzinoïdes ou formés par légère décalcification du calcaire; certains sols calcimorphes sont, de façon très locale, hydromorphes et appartiennent au type des argiles noires tropicales;

e. *Les sols halomorphes*, très étendus, mais en général sur une faible largeur, le long de la côte Ouest. On peut y rattacher des sols à alcalis dans certains deltas de l'Ouest;

f. *Les sols jeunes non évolués* qui sont très étendus et comprennent des alluvions jeunes (baiboha des hauts-plateaux par exemple), des sols sur cendres volcaniques du quaternaire, des sols squelettiques ou lithosols et enfin les sols des dunes récentes.

Au point de vue biologique, et bien que l'étude en soit encore incomplète, il semble que la mésofaune du sol soit très riche en sol ferrallitique, pauvre ou nulle dans les autres types de sols.

Source : MNHN, Paris

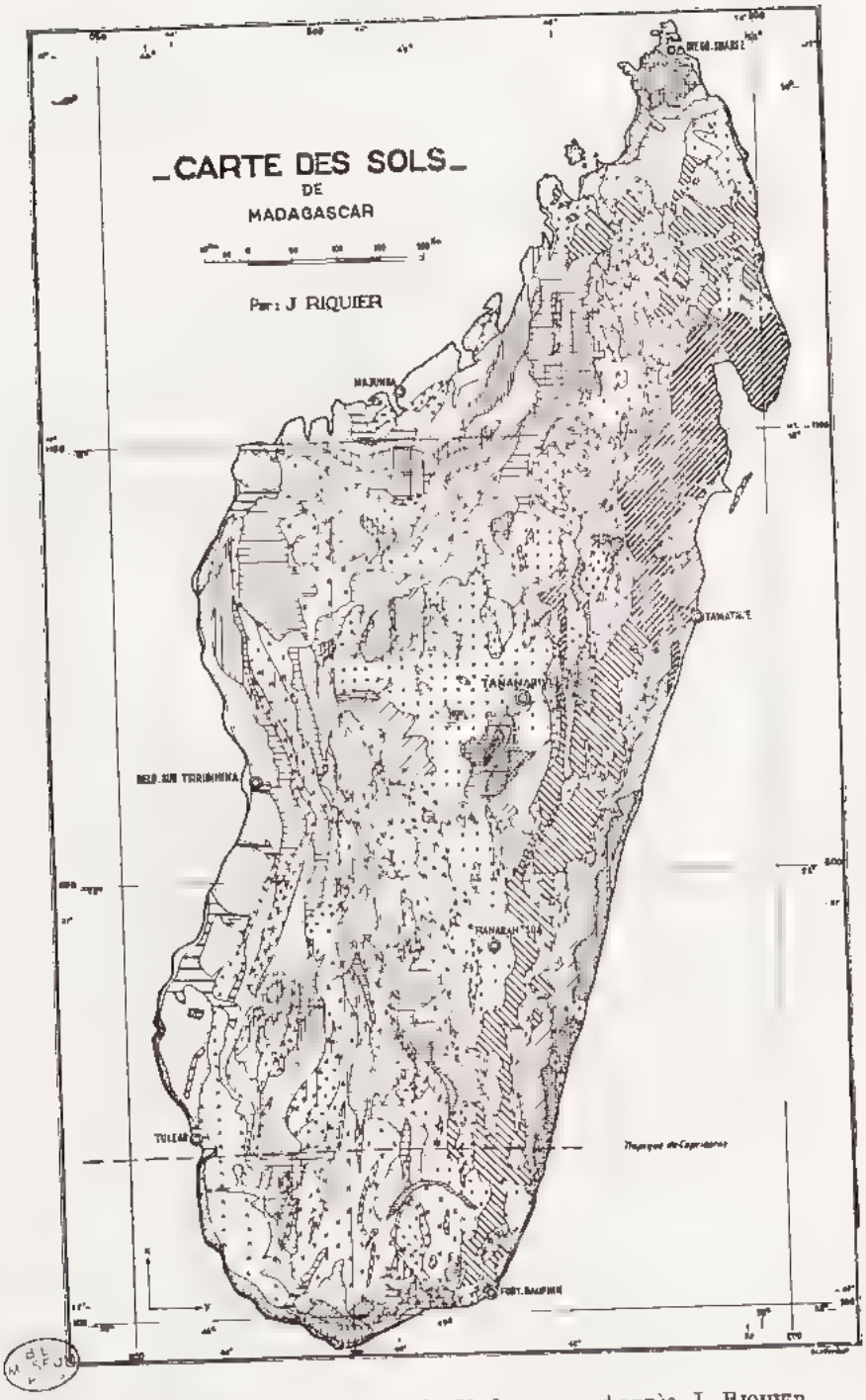


Fig. 18. - Carte des sols de Madagascar, d'après J. RIQUIER

Source : MNHN, Paris

— LEGENDE —

Sols squelettiques et rankers sur granit
" " " " " gneiss
" " " " " quartzite
" " " " " grès
" " " " " calcaire
" " " " " basalte
" " " " " rhyolite
Sols arénacés et rocailleux de région tropicale sèche
Sols d'érosion rocheux de région tropicale humide
Sols humifères peu évolués sous forêt ombrophile (*Humus sur zone de départ ferrallitique et pointements rocheux*)
Sols sableux humifères non dunaires d'origine podzolique ou hydromorphe
Sols rendzinoïdes
Sols bruns, beiges ou jaunâtres sur calcaire
Sols rouges sableux pseudo-méditerranéens (*Sable roux typique de décalcification*)
Sols rouges sablo-argileux régosoliques (*Carapace sableuse*)
Sols ferrugineux tropicaux rouges, jaunes sur roches acides
" " " " sur basalte
Sables roux et jaunes
Sols faiblement ferrallitiques sur roches acides
Sols ferrallitiques typiques sur roches acides
" " " ± érodés (*Avec affleurement de zone de départ et de place en place affleurements rocheux*)
Sols ferrallitiques typiques humifères sous forêt
" " brun rouges sur roches basiques
" " humifères jaune sur rouge
" " avec pseudo-concrétions
" " jaunes sableux sur alluvions anciennes
Sols bruns sur basaltes, cendres et lapilli récents
Sols Ando
Sols ferrallitiques à carapace, cuirasse, concrétions sur roches acides (*En général jaune sur rouge*)
Sols ferrallitiques à cuirasse et concrétions sur basalte (*Kerosoka*)
Sols de mangrove
Phase humifère de ces différents types de sols (*Généralement sous forêt*)

Complexes de Sols

Dunes vives + sable dunaire humifère + pseudopodzol de nappe
Alluvions brunes ou beiges micacées légèrement calcaires, riches + sols salés et sols à alcalis
Alluvions beiges à rouges, quelques micas et minéraux (*Baiboha*) + sols hydromorphes
Alluvions jaunâtres ± évoluées, quelques micas, assez pauvres + sols hydromorphes et tourbeux
Sols tourbeux et semi-tourbeux + sols hydromorphes
Sols brun-noirs argileux sur marne (*Tanipoko*) + marne ou argilite en affleurements
Argile rouge de décalcification + calcaire squelettique
Sols ferrugineux tropicaux sur basalte + sols squelettiques et affleurements rocheux
Sols ferrugineux tropicaux rouges ou jaunes sur roches acides + sols squelettiques et affleurements rocheux

BHL

Source : MNHN, Paris

Peut-être le facteur important est-il la capacité de rétention de l'eau. Pour la microfaune et la microflore nous manquons encore d'éléments de comparaison.

VEGETATION

La végétation, bien entendu liée au sol et au climat, comprend deux grands ensembles (carte hors texte 2) :

a. Les formations climaciques ou subclimaciques;

b. Les formations dégradées.

Les secondes sont, et de très loin, les plus largement répandues.

Les formations climaciques ou subclimaciques

Celles-ci, sauf dans les zones marécageuses ou sur les rocailles, sont toutes des formations arbustives ou arborées (1). L'absence de formations primitives du type savane arborée ou prairie est absolument caractéristique de l'Ile.

On peut reconnaître, avec PERRIER DE LA BATHIE, deux régions, la région du Vent et la région sous le Vent; ces régions sont elles-mêmes divisées comme suit :

Région du Vent :

Domaine de l'Est (jusqu'à 800 mètres d'altitude);

Domaine du Centre;

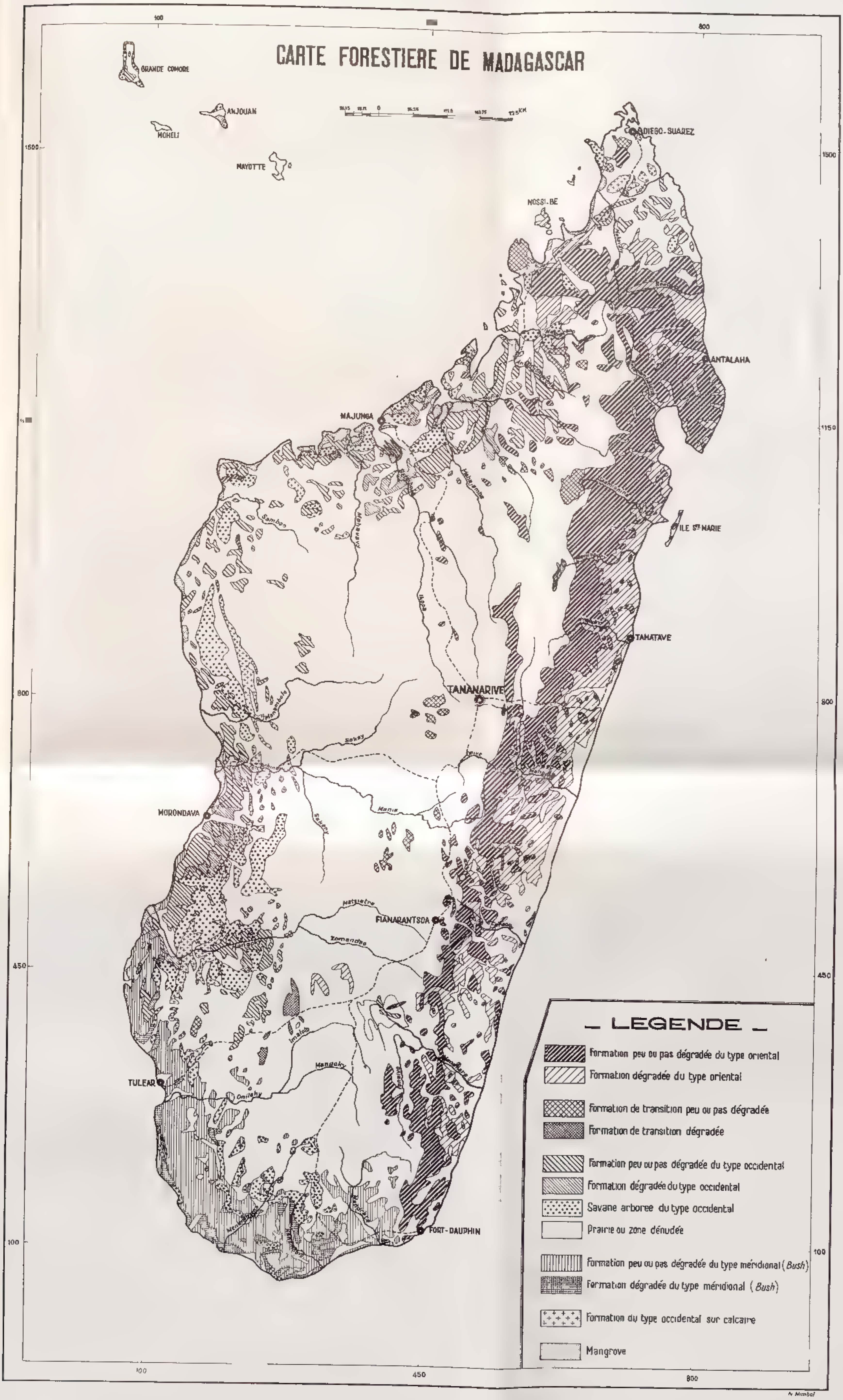
(1) Il n'est pas certain que la forêt malgache, si riche, si variée, soit en fait en *climax*. Comme PERRIER DE LA BATHIE avait coutume de le raconter, on rencontre parfois, sous un couvert forestier typique, les traces d'anciens villages; d'autre part la forêt décidufoliée de l'Ouest, dans ses zones les plus reculées (Antsingy, Ankarafantsika), montre des peuplements importants de Citronniers doux, certainement d'origine anthropique, enfin le rythme d'exploitation de la forêt par *tavy*, selon la méthode traditionnelle, imposait, par le défrichement périodique de surfaces qui, ensuite, devaient disposer du temps nécessaire pour se reconstituer, l'attaque de très vaste étendues. On peut penser que c'est à ce caractère constamment évolutif de la forêt, que la végétation sylvatique malgache doit l'extraordinaire richesse d'une flore qui, comme la faune, est formée des descendants d'un petit nombre de types anciens et d'un certain nombre d'immigrants passifs.

Mais on peut aussi croire que ce caractère évolutif, dynamique, de la flore a joué un rôle non négligeable dans la spéciation zoologique en créant sans cesse, avec des groupements végétaux nouveaux et temporaires, des conditions écologiques spéciales. Nous ne reviendrons pas, plus loin, sur ce qui n'est qu'une hypothèse, mais voulions l'évoquer ici.

La notion de *pseudoclimax* substituée ainsi à celle de *climax*, est encore plus valable dans le cas des petites îles hautes. Le cyclone Carol de 1960 a pratiquement anéanti ce qui restait de forêt «primitive» sur Maurice. Or ce cyclone a arraché et déracine des arbres dont l'âge maximum était d'environ six cents ans. On peut donc supposer que le couvert forestier de Maurice est renouvelé, par les cyclones, avec une périodicité de l'ordre de six cents ans.

Cette notion a été récemment développée par les botanistes œuvrant en Afrique et LEROUZEY, généralisant les observations d'AUBRÉVILLE, n'hésite pas à écrire, en soulignant : «La forêt dense humide africaine est — et depuis longtemps — une forêt cultivée».

Source : MNHN, Paris



2. — Carte des formations forestières de Madagascar, d'après le Service des Eaux et Forêts

Source : MNHN, Paris

Domaine des hautes montagnes (au-dessus de 1 900 ou de 2 400 mètres selon les régions) formant quelques îlots séparés : Andohahelo, Andringitra, Ankaratra, Marojejy et Tsaratanàna; sans doute aussi Ambohimirahavavy. Ce domaine, méconnu par PERRIER, a été caractérisé par HUMBERT

Sauf en altitude, la région du Vent est couverte d'argiles latéritiques.

Région sous le Vent :

Domaine de l'Ouest et domaine du Sud-Ouest, le passage entre les deux se faisant insensiblement entre Morondava et le Mangoky;

Domaine du Sambirano occupant la vallée du Sambirano et les îles de Nosy-Bé et de Nosy-Komba.

Dans chacun de ces domaines se reconnaissent de nombreuses formations végétales encore très imparfaitement débrouillées et dont nous ne pouvons citer ici que quelques-unes des plus tranchées :

La *forêt littorale* est localisée à une étroite bande côtière, sur sables dunaires ou sédiments anciens, mêlée en certains points (par exemple sur la pointe à Larrée ou vers Sainte-Luce) d'espaces marécageux à faible drainage, où la végétation est à base de *Nepenthes*, de *Pandanus* et de *Gleichenia*. La forêt littorale, de hauteur médiocre, est fortement infiltrée d'espèces halophiles à vaste distribution et à feuillage de grandes dimensions, qui forment le front de mer; les arbustes sont absents ou en revêtement discontinu de buissons et de *Cycas*.

L'étage forestier comprend une seule strate, d'environ 20 mètres de haut, à *Barringtonia, Terminalia, Calophyllum,* Hintsy, Ebènes, etc., avec souvent, en bordure de la mer, des *Pandanus*. Presque partout cette forêt a été détruite et a cédé la place, soit à des prairies à *Stenotaphrum* et *Stachytarphœta* portant des arbres isolés, soit à des boisements à Filaos, etc. Les Filaos sont d'introduction relativement ancienne car les premiers navigateurs plantaient traditionnellement des Filaos sur les nouvelles terres, dès leur débarquer.

La *forêt orientale* ne subsiste, elle aussi, surtout à plus basses altitudes, qu'en de trop rares régions, en particulier dans la baie d'Antongil, vers Mahanoro, Nosy-Varika et Manakara. Cette forêt, qui va des premières collines jusque vers 800 mètres d'altitude, comprend normalement, sous un étage supérieur, deux étages de petits arbres et arbustes et un sol nu ou couvert d'arbrisseaux. Les espèces y sont très nombreuses, aucune ne peut être considérée

Source : MNHN, Paris

comme dominante, l'ensemble varie de place en place en gardant un aspect morphologique commun mais avec une composition sans cesse changeante. Aux niveaux inférieurs, les épiphytes et les Fougères sont rares bien que ce soit la station de l'*Angræcum sesquipedale*, des *Eulophiella*, *Grammangis* et *Cymbidiella*. En altitude les espèces arborescentes se multiplient encore et les épiphytes deviennent de plus en plus nombreux. Les Fougères arborescentes se multiplient aussi.

La *forêt à mousses et à sous-bois herbacé* fait suite en altitude à la forêt orientale. Elle est caractérisée par un revêtement très abondant de mousses et d'épiphytes sur les arbres et par un sous-bois dense de plantes herbacées. De hauteur médiocre (20 à 25 mètres) vers 800 mètres d'altitude, elle devient plus basse, plus irrégulière en altitude, où elle atteint 2 200 mètres, et peut recouvrir les plus hautes cimes.

Cette forêt ne subsiste plus qu'au bord de la falaise orientale, sur quelques hauts sommets isolés, sur quelques collines portant d'anciennes résidences royales, dans des zones protégées des feux par des rochers ou des marais, et dans les étroites vallées qui redissèquent les plateaux.

Dans les stations exposées au vent, et situées dans les zones ennuagées, cette forêt cède la place à la *Sylve à lichens*, formée d'arbres tordus, ramifiés, peu développés, encombrés non plus de mousses, mais de longues barbes de Lichens (*Usnea*, etc.). Les épiphytes y sont encore très nombreux, en particulier les *Bulbophyllum* L'insolation et la sécheresse de cette sylve sont, par moments, considérables.

Sur quelques sommets privilégiés, subsistent encore des vestiges de *buissons éricoïdes :* végétation à port et feuillage de grandes Bruyères, mais appartenant à des familles différentes, et où les Composées jouent un très grand rôle Ces buissons subsistent sur l'Andringitra et le Marojejy, où Humbert les a découverts à une altitude inférieure à la normale. Ils ont disparu, semble-t-il, à peu près partout ailleurs.

Les formations rocheuses dénudées de la zone centrale présentent des *pelouses a xérophytes*, caractérisées par diverses crassulantes : *Pachypodium*, *Kalanchoe*, Euphorbes, Aloès, et par des *Vellozia*, etc.

Dans les zones orientale et du Sambirano, et à basse altitude dans la zone centrale, existent de vastes marais à *Pandanus*, *Raphia* et *Typhonodorum* ou à *Cyperus* de plusieurs espèces. Dans l'Ouest, les dépressions en dolines qui conservent de l'eau après les pluies sont peuplées de *Medemia* ou de *Borassus*. Les ruisseaux

Source : MNHN, Paris

et rivières du Centre-Sud sont bordés de *Pandanus* et de Palmiers du genre *Ravenea*. Dans la forêt orientale, le bord des ruisseaux et des rivières n'a pas une végétation nettement distincte de celle des régions moins proches de l'eau.

Sur les plateaux centraux, vers 1.500 mètres d'altitude, les collines sèches sont couvertes d'une formation spéciale, nommée par les forestiers *savane boisée à Tapias* mais qui, lorsqu'elle n'est pas trop dégradée, constitue une véritable forêt basse à Tapias (*Uapaca Thouarsii*). La seule essence arborée en est le Tapia; les buissons (en particulier des *Carissa*) peu nombreux, localisés aux zones non fermées, sont en majorité à feuillage peu développé, sclérophylles; un sous-bois graminéen est presque partout présent.

Sur les pentes occidentales des plateaux subsistent, entre 300 et 800 mètres, de rares débris des *bois des pentes occidentales*, riches entre autres en Chlænacées. Ce sont des forêts peu élevées (12 à 15 mètres) moins diversifiées que la forêt orientale, à feuillage souvent épais, peu développé, à épiphytes rares et sous-bois limité à des arbustes à feuillage également réduit.

Au Sambirano, la forêt, aussi complexe et variée que la forêt orientale, à haute futaie, feuillage coriace, mais opulent, n'en différait que par les espèces en présence. Mais, sauf en altitude et dans la réserve de Lokobe, cette forêt a pratiquement disparu.

Aux basses altitudes de l'Ouest et du Nord, la végétation varie surtout en fonction de la nature du sol et Perrier distingue :

Les *bois des terrains siliceux*, bois médiocres, de 20 mètres de haut au plus, à espèces presque toutes caducifoliées, à sous-bois très dense formé d'arbustes et de buissons, à lianes surabondantes, à épiphytes et fougères très rares,

Les *bois des terrains calcaires* où le caractère xérique de la végétation s'accentue; quelques espèces prennent un port de Baobab, en particulier parmi les Légumineuses; la plupart des autres se présentent comme de minces troncs à écorce papyracée peu adhérente; le sous-bois est riche de lianes aphylles, d'Euphorbes coralliformes et de buissons épineux.

Les *broussailles xérophiles* se localisent sur les rochers calcaires à nu, les dalles rocheuses exposées au soleil, et comprennent des lianes aphylles, des buissons épineux, de nombreuses crassulantes, dont, bien entendu, les *Pachypodium*, *Aloe* et Euphorbes.

Il existe par ailleurs quelques formations, très localisées, mais presque pures et très caractéristiques, telles les forêts d'*Erythrophleum couminga*, où ne poussent que ces grandes Légumineuses au feuillage vert foncé, redoutables par leur poison; telle aussi la *forêt de Bambous* de la baie de Baly.

Source : MNHN, Paris

Le long des rivières une étroite bande forestée est à base de *Dracæna* et de *Ficus*.

Enfin les argiles salées littorales portent, vers l'intérieur des terres, une *prairie* discontinue à Salsolacées, vers la mer une *mangrove* peu variée comme espèces mais souvent très étendue.

Dans l'Ouest et le Sud-Ouest, des surfaces non négligeables sont occupées naturellement par des prairies, des forêts très claires, à espèces peu nombreuses et bien spéciales, ou des buissons particuliers. Il s'agit là de cuvettes, parfois à peine dessinées, qui à chaque saison des pluies, ou seulement lors des pluies cycloniques, demeurent inondées pendant quelques semaines ou quelques mois. Le reste du temps, ces dépressions sont aussi sèches que les régions avoisinantes, mais la persistance de l'eau tue par asphyxie la plupart des arbres et s'oppose à l'installation d'une vraie forêt. Ces dépressions sont très apparentes lorsqu'on survole l'Ouest au cours de la saison des pluies; nous en avons vu une, après le cyclone de décembre 1958 sur Morombe, qui couvrait plusieurs kilomètres carrés et conservait, deux mois après le cyclone, plus de 40 centimètres d'eau.

Ces dépressions font transition aux véritables roselières circulaires qui, dans l'Ouest, entre Besalampy et Majunga, conservent un peu d'eau toute l'année et portent une végétation spéciale à *Borassus*.

Dans le sud et le sud-ouest désertique, PERRIER ne reconnait qu'une formation, la *brousse à Euphorbes et Didierea*. En réalité, malgré la relative pauvreté de la flore, bien moins diversifiée que celle des autres régions, malgré son extrême monotonie apparente, cette brousse présente plusieurs formations très distinctes. Sur les sables roux de l'Ouest mahafaly s'étendent des peuplements à base de *Didierea*, *Aloe divaricata* et Euphorbes; sur les sables roux du pays antandroy et dès la Menarandra, les *Didierea* cèdent la place à *Alluaudia procera*, sur les croûtes calcaires apparait *Alluaudia dumosa* et les Euphorbes sont plus nombreuses et plus variées; sur l'étroit secteur du cap Sainte-Marie, enfin, une croûte calcaire exposée aux vents du large porte un tapis végétal formé d'arbres d'essences diverses, couchés à plat sur le sol, mêlés de formes naines d'*Aloe*, d'Euphorbes, etc.; les bandes rocheuses qui abondent en pays antandroy sont occupées par une brousse où dominent les *Pachypodium* arborescents.

Les formations dégradées

Celles-ci comprennent une forme extrême, la prairie à *Aristida*, remarquable par son caractère ouvert et par le petit nombre des essences présentes.

Source : MNHN, Paris

Selon les régions, des espèces différentes sont en cause, la dégradation est plus ou moins avancée et le couvert plus ou moins discontinu. Dans les cas extrêmes, des touffes basses sont portées par de légères buttes et le sol environnant, de la dureté d'une brique, et presque aussi imperméable qu'elle, est usé par l'écoulement des eaux de pluie qui ne peuvent plus s'y infiltrer.

Mais ce type de prairie est l'aboutissement de longues années de mise à feu régulière et de surpâturage. Il est atteint à travers une série de stades dont le déroulement diffère selon les zones climatiques.

Sur la falaise et la côte Est, la destruction de la forêt (abattue et brûlée pour permettre la culture du riz de montagne) donne naissance, en lisière, à une très dense végétation héliophile où l'on note un *Rubus* grimpant, *Harongana madagascariensis*, *Solanum auriculatum* (espèce nitrophile), etc. Lorsque les surfaces défrichées sont plus étendues, elles sont colonisées d'abord par les Bambous-lianes et le *Ravenala*, puis, lorsque le feu est passé trop souvent sur la même région, par une prairie mêlée de Fougères.

Sur les plateaux orientaux et en altitude en général, la forêt cède la place à une végétation de Fougères et de *Philippia*, qui peut se maintenir très longtemps et est souvent mélangée de *Psiadia altissima*, *Aphloia theæformis* et *Helichrysum sensu lato* divers. Après incendies répétés cette végétation cède en général à son tour la place à la prairie.

Dans les plaines de l'Ouest et du Sud, le feu — mis pour obtenir des pâturages ou pour rajeunir ceux-ci — aboutit à la formation d'une savane arborée où les arbres dominants peuvent être soit *Acridocarpus excelsus* (Malpighiacée), soit *Poupartia caffra*, soit des Palmiers : *Hyphæne shatan* et *Medemia*; sous l'action répétée des feux ces arbres s'espacent de plus en plus et finissent par disparaître et par laisser la place à une prairie monotone

La végétation peu variée de ces formations dégradées n'abrite qu'une faune très pauvre. PERRIER de la BATHIE et JEANNEL ont, chacun en ce qui le concerne, souligné cette extrême pauvreté qui contraste de façon si marquée avec la riche faune africaine de savane. Il n'y a peut-être pas de meilleur argument en faveur du très ancien isolement de Madagascar que celui que l'on peut tirer de la pauvreté de sa flore et de sa faune de prairie. L'on sait du reste, en se basant sur les récits historiques, combien la disparition de la forêt peut être récente en de nombreux points. De longs itinéraires des plateaux ont vu leur couvert disparaître en deux siècles.

Source : MNHN, Paris

La dégradation des formations végétales naturelles s'accompagne de phénomènes d'érosion intense, en nappe ou, par arrachement, en *lavaka*.

Nous n'envisagerons pas ici les zones cultivées. Lorsqu'il s'agit de cultures de caféiers, girofles, cacaoyers, on peut admettre que les caractéristiques écologiques générales s'apparentent à celles des zones boisées voisines. On y retrouve du reste certaines formes forestières comme les *Mantella* Boul.

Les plantations de manioc ne diffèrent guère que par une moindre couverture du sol des prairies. Les cultures de canne ont le même aspect apparent, mais la permanence du couvert végétal et l'obstacle que le feuillage dense des cannes oppose aux pluies violentes et au lessivage des sols favorisent le développement d'une microflore très riche, tandis que l'homogénéité de la végétation limite le développement de la faune épigée, et peut-être de la mésofaune.

Les rizières, seules, créent sur de très vastes surfaces des milieux écologiques profondément nouveaux et favorables. Ces étendues d'eaux stagnantes mais temporaires, très oxygénées, souvent surchauffées, jouent ou ont joué un rôle important dans l'épidémiologie du paludisme et de la bilharziose. Elles ont une faune abondante, bien que relativement peu variée, et cette faune ne se retrouve que dans les marais ou les mares naturelles peu étendus, lorsqu'ils ne sont pas envahis, soit par les *Typhonodorum*, soit par les *Salvinia* et les *Eichhornia* importés.

Sur le plan de la géographie botanique, Humbert (1) a considérablement étendu le travail de Perrier de la Bathie, et proposé de diviser Madagascar en une *région orientale*, à laquelle il rattache le domaine du Sambirano, et une *région occidentale*. Il conserve les domaines de cet auteur, en y ajoutant le domaine des hautes montagnes, et les subdivise en secteurs géographiques qu'il est utile d'énumérer ici; chacun de ceux-ci, bien entendu, possède des formations variées et encore très imparfaitement inventoriées (carte hors texte 3).

Domaine de l'Est :

Secteur du Nord-Est (de la baie de Vohémar à la baie d'Antongil);

Secteur de l'Est moyen (de la baie d'Antongil à la basse Mananara);

(1) H. Humbert. — Les Territoires phytogéographiques de Madagascar. — *Année biologique*, 1955, p. 439-448, une carte.

Source : MNHN, Paris

Secteur du Sud-Est (de la basse Mananara à Fort-Dauphin).

DOMAINE DU SAMBIRANO

DOMAINE DU CENTRE :

Sous-domaine du Centre-Nord (de la ligne Haute-Mahavavy, Haute-Manambato au seuil de Mandritsara)

Secteur des moyennes montagnes du Centre-Nord (auquel se rattache le sommet de la montagne d'Ambre);

Secteur des pentes occidentales du Centre-Nord.

Sous-domaine du Centre moyen (jusqu'au seuil de la Menarahaka) :

Secteur des moyennes montagnes et hauts-plateaux du Centre moyen,

Secteur des pentes occidentales du Centre moyen (y compris l'enclave de l'Isalo).

Sous-domaine du Centre-Sud (jusqu'aux montagnes de l'Anosy et au bord nord du bassin du Mandrare) :

Secteur des moyennes montagnes et plateaux du Centre-Sud;

Secteur des pentes occidentales du Centre-Sud (y compris des sommets du secteur de l'Androy et la vallée de l'Ionaivo du secteur précédent).

DOMAINE DES HAUTES MONTAGNES (au-dessus d'environ 2 000 mètres) :

Secteur du Tsaratanàna;

Secteur du Marojejy;

Secteurs de l'Ankaratra et du Vakinankaratra;

Secteur de l'Andringitra;

Secteur de l'Andohahelo.

DOMAINE DE L'OUEST :

Secteur du Nord (limité au sud par une ligne reliant la baie d'Ambaro à la baie de Vohémar);

Secteur de l'Ambongo-Boina (de Maromandia à la vallée de la Sambao);

Secteur de l'Ouest moyen (de la vallée de la Sambao à la limite sud du Bas-Mangoky);

Secteur du Sud-Ouest (de la limite sud du Bas-Mangoky aux pentes moyennes du Mandrare).

DOMAINE DU SUD :

Secteur Mahafaly (de Morombe à la vallée de la Manambovo vers Tsihombe);

Secteur de l'Androy (de la vallée de la Manambovo au Cap Andavaka à l'est de Fort-Dauphin).

Source : MNHN, Paris

Nous verrons plus loin (p. 309) dans quelle mesure la distribution de la faune répond à celle de la flore.

CLIMAT

L'usage a prévalu de distinguer à Madagascar cinq zones climatiques distinctes : l'Est, le Centre, le Sambirano, l'Ouest et le Nord, le Sud. On les caractérise habituellement comme suit :

Est : Pluviosité élevée (dépassant 3 mètres par endroits), sans saison sèche marquée, à écarts diurnes et écarts annuels de température peu marqués, cette température toujours assez élevée.

Sambirano : Caractères généraux de la côte Est, deux mètres de pluie ou plus, mais une saison sèche de trois à quatre mois, avec cependant quelques précipitations de saison sèche, écarts diurnes faibles, écarts annuels marqués; température élevée. Au milieu de la saison des pluies s'esquisse une très brève saison sèche secondaire, faiblement indiquée.

Centre : Pluviosité moyenne (de 800 millimètres à 1,5 mètre); saison sèche de cinq à six mois, avec brouillards et condensations occultes; écarts diurnes marqués (12° à 25°), écarts annuels marqués, les minima se situant aux environ de 1° (climat d'altitude), ou descendant à 15° (sommets dépassant 2.300 mètres).

Ouest et Nord : Pluviosité moyenne (800 millimètres à 1,50 mètre), saison sèche dépassant sept mois, sans condensations de saison sèche bien que parfois avec orages; écarts diurnes et annuels forts; température élevée.

Sud : Pluviosité faible (moins de 700 millimètres et même, sur la plus grande partie du pays, moins de 400 millimètres), saison des pluies irrégulière, ne dépassant guère deux mois, et à précipitations orageuses; écarts diurnes et annuels très forts; minima thermiques assez bas.

En réalité l'image ainsi obtenue, sans doute parfaitement valable du point de vue météorologique, s'avère très sommaire du point de vue biologique.

Pour la seule température, Ravet (Température de l'air sous abri à Madagascar, aux Comores et à la Réunion. *Public. Serv. Météor. Tananarive*, n° 25, mars 1956) propose les groupements régionaux suivants, plus précis :

Saison chaude

Nord (Diégo-Suarez). Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 8° 6, amplitude de l'oscillation du minimum

Source : MNHN, Paris

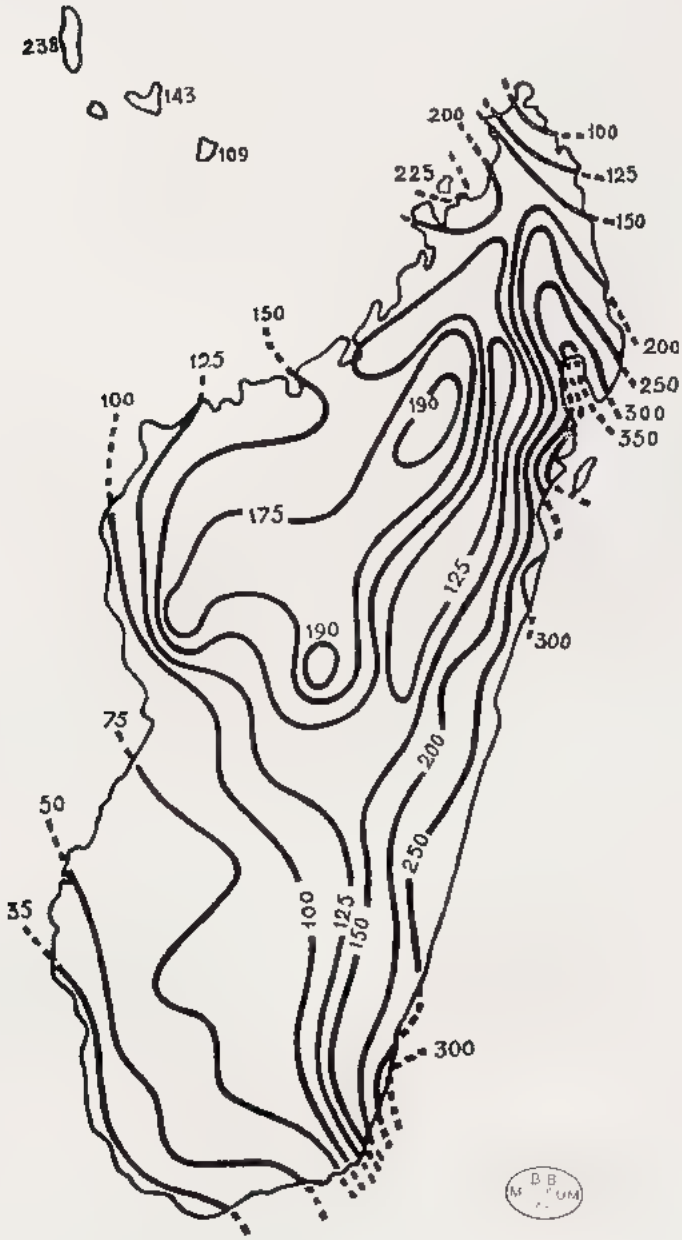


Fig. 19. — Isohyètes à Madagascar, d'après J. Ravet

Source : MNHN, Paris

journalier 3° 7. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 5° 3 (à la suite de fortes pluies); maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 2° 1 Amplitude de la variation diurne de 3° à 9° 7.

Côte Est (Tamatave). Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 5° 8; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 3° 7. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 4° 8 (correspondant à des pluies abondantes dues au passage d'un cyclone au large); maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 2° 4 Amplitude de la variation diurne de 3° 5 à 8° 5.

Plateaux (Tananarive). — L'écart entre les maximum et les minimum est plus grand que sur la côte Est. Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 4 3, amplitude de l'oscillation du minimum journalier 3° 5 Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 3° 7, maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 1° 8. Amplitude de la variation diurne de 6° 7 à 11° 1.

Côte Nord-Ouest (Majunga) — L'écart entre les maximum et les minimum est du même ordre que sur la côte Est. Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 6° 5; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 4°. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 2° 7; maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 3° 4 Amplitude de la variation diurne de 3° 5 à 9° 6.

Côte Sud-Ouest (Tuléar). — L'écart entre les maximum et les minimum est plus important que sur la côte Nord-Ouest. Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 4° 2, amplitude de l'oscillation du minimum journalier 6° 1. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 3° 5. Maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 2° 9. Amplitude de la variation diurne de 5° 5 à 11° 7.

Sud (Tsihombe). Les variations atteignent leurs maximum pour Madagascar. Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 10° 9; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 9°. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 4° 8; maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 6°. Amplitude de la variation diurne de 3° 5 à 15° 6.

Source : MNHN, Paris

Fig. 20. — Déficit en eau et mois secs Prescott, d'après J. Riquier

Source : MNHN, Paris

Saison fraîche

Nord (Diégo-Suarez) Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 4° 1; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 4° 6. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 3° 1; maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 3° 2 Les variations des maximum sont moins importantes que pendant la saison chaude, par contre les variations des minimum sont un peu plus fortes Amplitude de la variation diurne de 6° 2 à 11° 4.

Côte Est (Tamatave). Amplitude de l'oscillation du maximum et du minimum journalier 4° 5. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 3° 1; maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 2° 1. Amplitude de la variation diurne de 3° 4 à 8° 1. Les variations sont du même ordre que pendant la saison chaude.

Plateaux (Tananarive). — Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 10° 2; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 9° 5. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 6° 4. Amplitude de la variation diurne de 7° 6 à 16° 5. Toutes les variations sont beaucoup plus importantes que pendant la saison chaude.

Côte Nord-Ouest (Majunga). — Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 4° 8; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 5°. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 4°2, maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 6°6. Amplitude de la variation diurne de 7°6 à 18°2 La variation diurne devient beaucoup plus importante que pendant la saison chaude.

Sud (Tsihombe). — Amplitude de l'oscillation du maximum journalier 10°1; amplitude de l'oscillation du minimum journalier 11°9. Maximum de variation du maximum pour deux jours consécutifs 8 7; maximum de variation du minimum pour deux jours consécutifs 8°6. Amplitude de la variation diurne de 4°5 à 22°5.

●

En se basant toujours sur la température, de MARTONNE, suivant KÖPPEN, divise Madagascar en trois zones :

Le Nord et le Nord-Ouest, au nord d'une ligne reliant Antalaha et Majunga; aucun mois au-dessous de 20°; double maximum thermique très faible, *zone tropicale;*

Le Centre, *zone tropicale d'altitude*, tempérée;

Source : MNHN, Paris

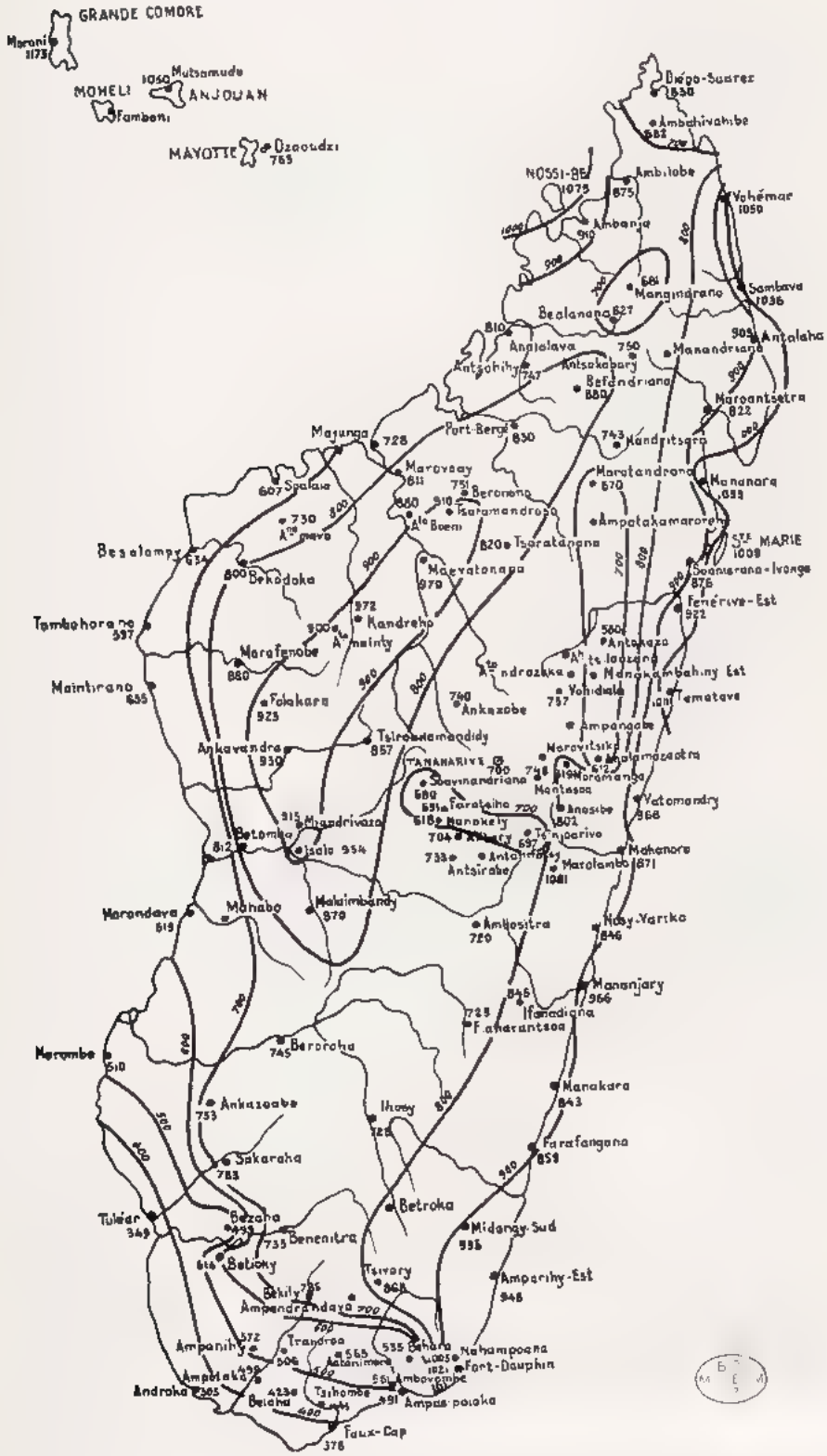


Fig. 21. - Evapotranspiration réelle Prescott, d'après J. RIQUIER

Source : MNHN, Paris

Le reste de l'Ile : de un à huit mois à moins de 20°, un seul maximum thermique annuel, *zone subtropicale.*

Il est certain que cette division ne se superpose pas aux coupes géographiques basées sur les répartitions biologiques

En fait, on sait que, du point de vue biologique, les critères climatiques importants sont ceux fournis par les relations entre température et précipitations et non par chacune de ces données prise isolément.

Deux représentations graphiques sont alors possibles : les courbes d'égale évapotranspiration et les climogrammes.

Plusieurs systèmes differents ont été proposés pour les premières. Nous avons retenu celui mis au point par J. Riquier (1958) et reproduit ici (figs 20 à 26) ; il indique, dans la notation Prescott, le déficit en eau et les mois secs Très schématiquement il montre une série de bandes plus ou moins parallèles, disposées Est-Ouest, avec une augmentation régulière du déficit en eau jusqu'au pied du Bongolava. A ce niveau, et en partie sur le cristallin du Sud, une bande, interrompue au niveau de Miandrivazo, est caractérisée par un très fort déficit en eau Plus à l'Ouest, les bandes côtières et le Sambirano montrent un déficit plus faible, bien qu'encore très supérieur à celui de la côte Est.

Mais une autre forme de représentation du climat peut être adoptée, celle qui se borne à donner un graphique des variations simultanées de la température et de la pluviosité chaque mois, à dresser des climogrammes.

Nous avons établi les climogrammes d'une série de stations malgaches aussi représentatives que possible des diverses zones climatiques apparentes. Indiquons que, dans le cas d'espèce, les climogrammes bâtis sur les températures extrêmes ne diffèrent pas, sensiblement, de ceux bâtis sur les températures moyennes. Ce sont donc ceux-ci que nous avons adoptés ici.

Or les climogrammes apportent à l'interprétation des données météorologiques des conclusions inattendues. Deux climats différents peuvent être reconnus : celui de la côte Est (fig 27), à variation régulière des deux variables, et celui du reste de l'Ile (figs 28 à 32). Dans cette représentation, les climats du Sambirano, du Centre, de l'Ouest et du Sud ne sont pas fondamentalement différents; ils appartiennent à la même famille, et ne diffèrent que par le chiffre annuel des précipitations ou les valeurs extrêmes des températures.

Il nous semble très probable que l'étude de ces variations, considérées comme appartenant à un même ensemble climatique, donne une expression plus valable du bioclimat, que les isohyètes ou les isothermes isolées Elle établit la relative homogénéité climatique

Source : MNHN, Paris

Fig 22. Evapotranspiration potentielle Prescott, d'après J. RIQUIER

Source : MNHN, Paris

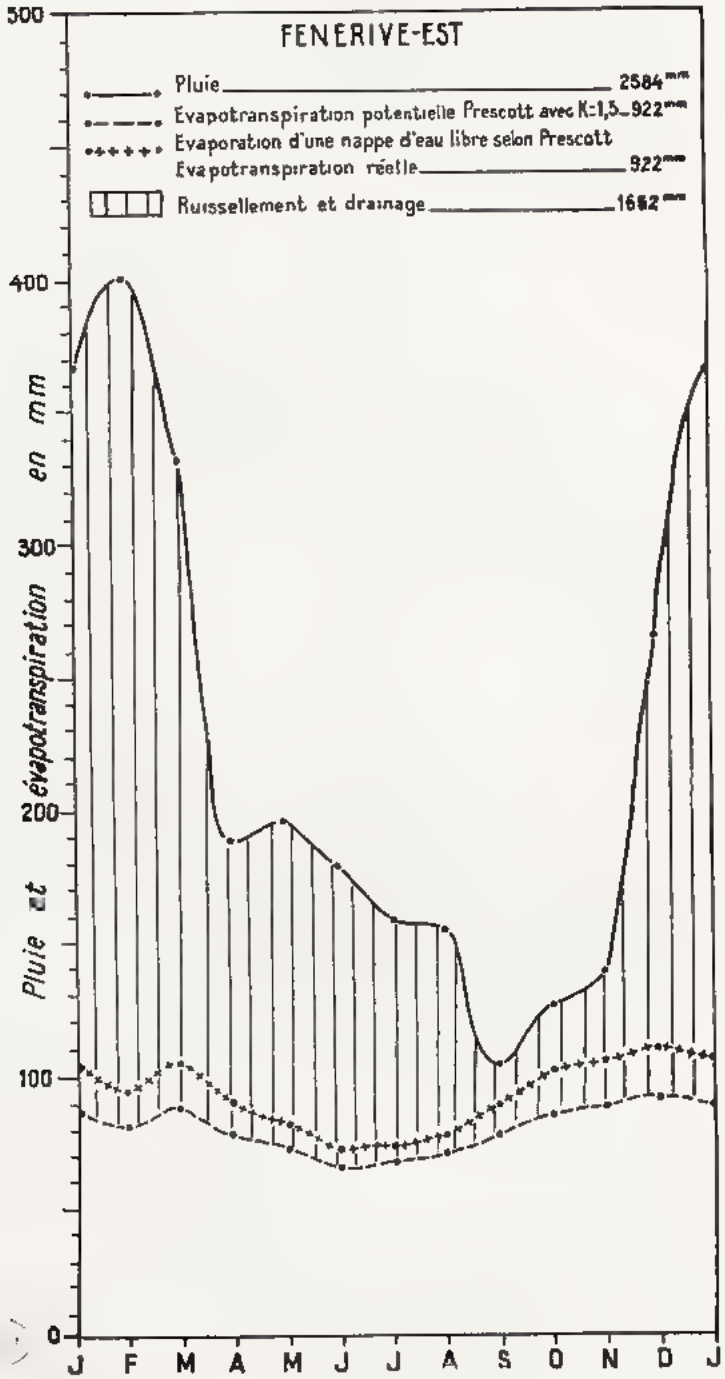


Fig 23 Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur la côte Est, d'après J. Riquier

Source : MNHN, Paris

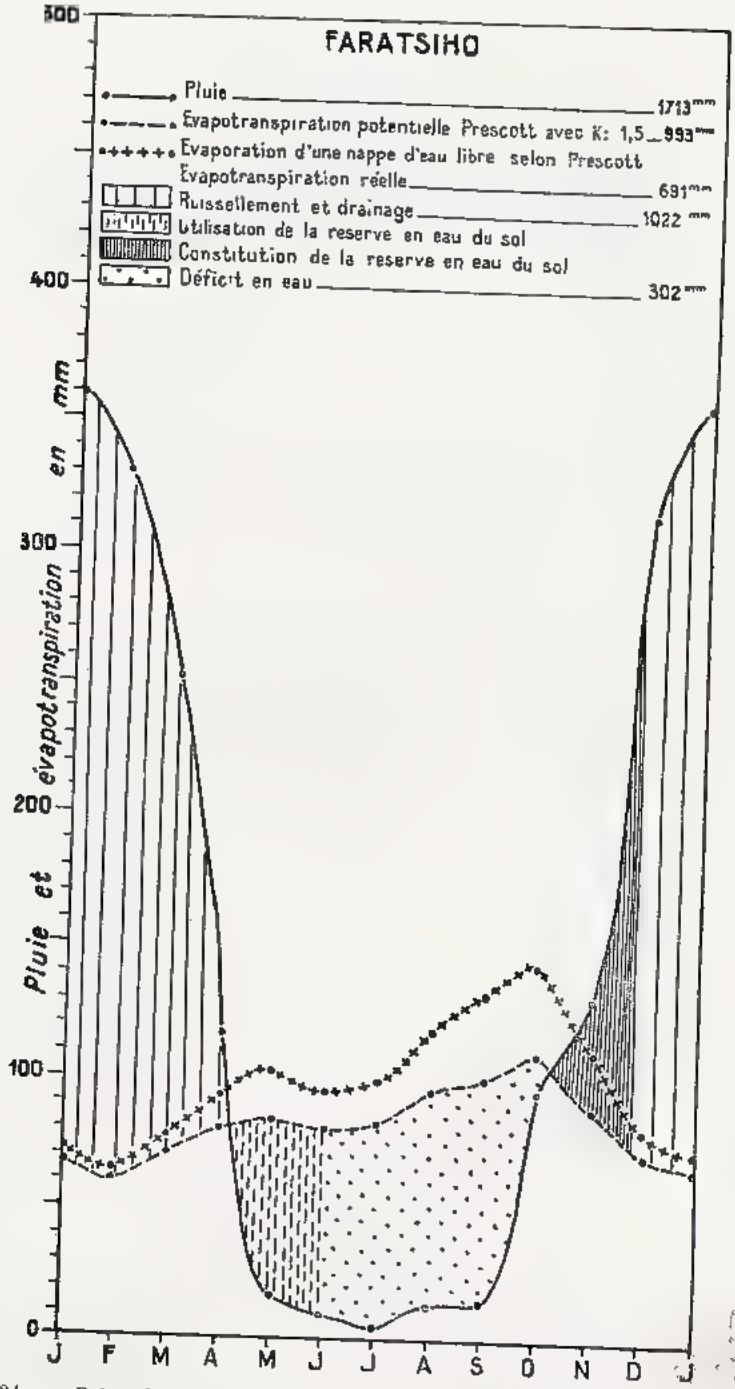


Fig. 24 Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur les plateaux, d'après J Riquier

Source : MNHN, Paris

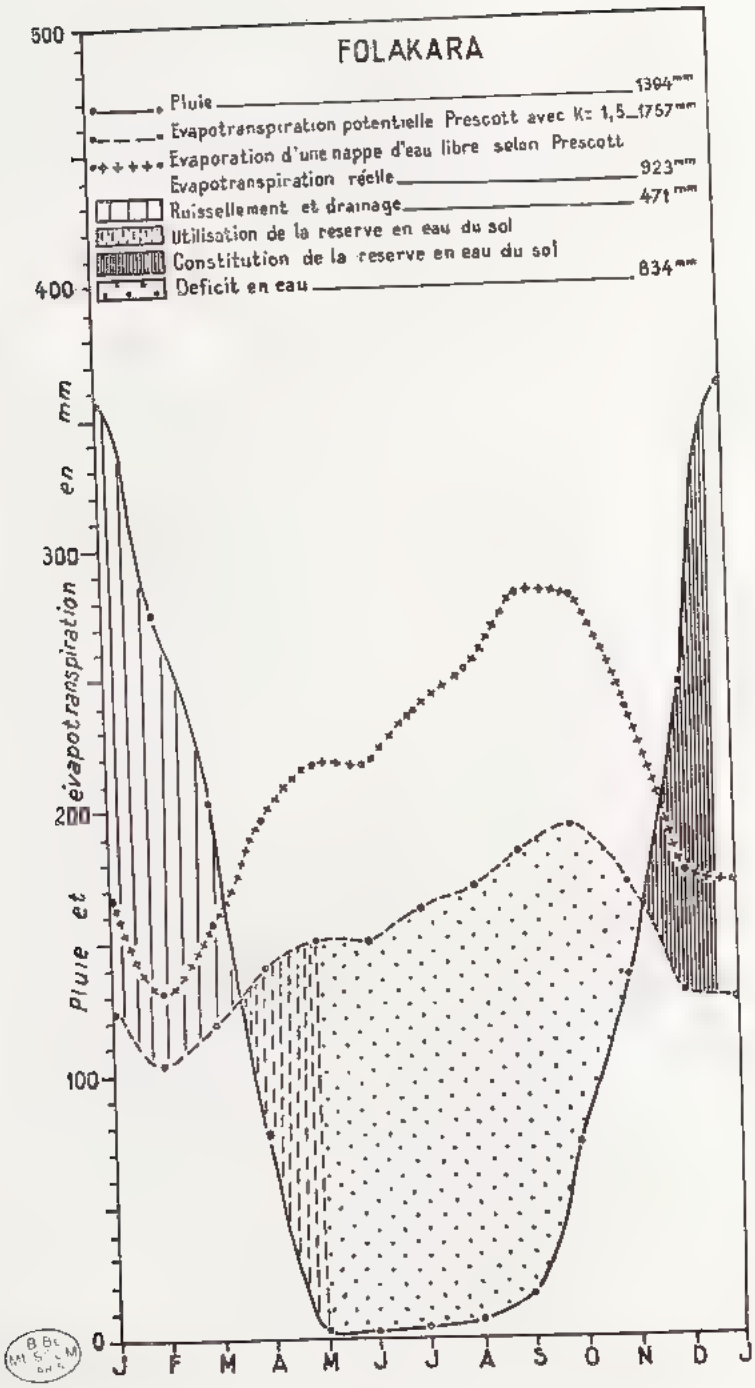


Fig. 25 — Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur l'Ouest, d'apres J. Riquier

Source : MNHN, Paris

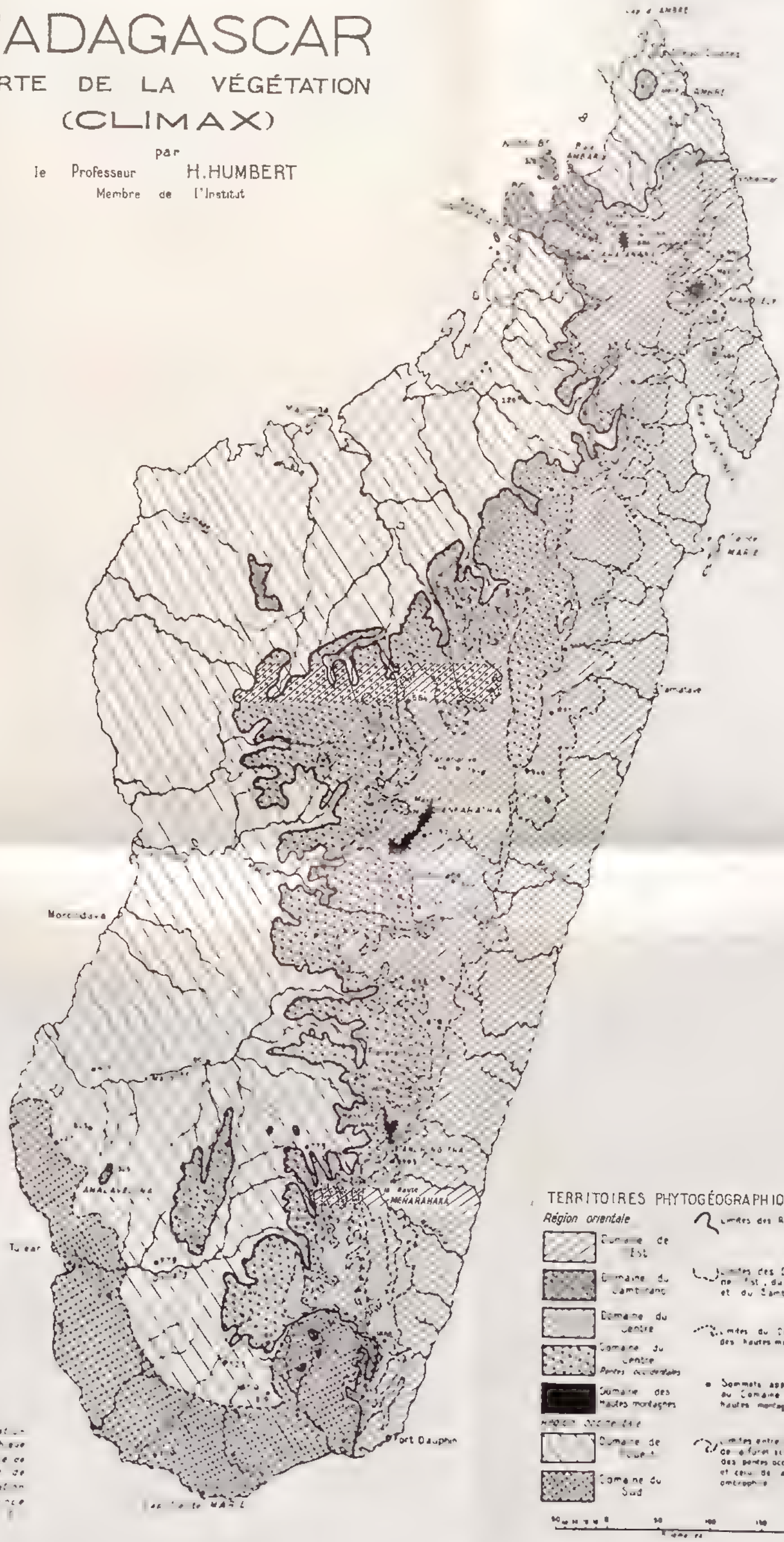
MADAGASCAR

CARTE DE LA VÉGÉTATION (CLIMAX)

par

le Professeur H. HUMBERT

Membre de l'Institut



3 Carte de la Végétation d'après H. Humbert

Source : MNHN, Paris

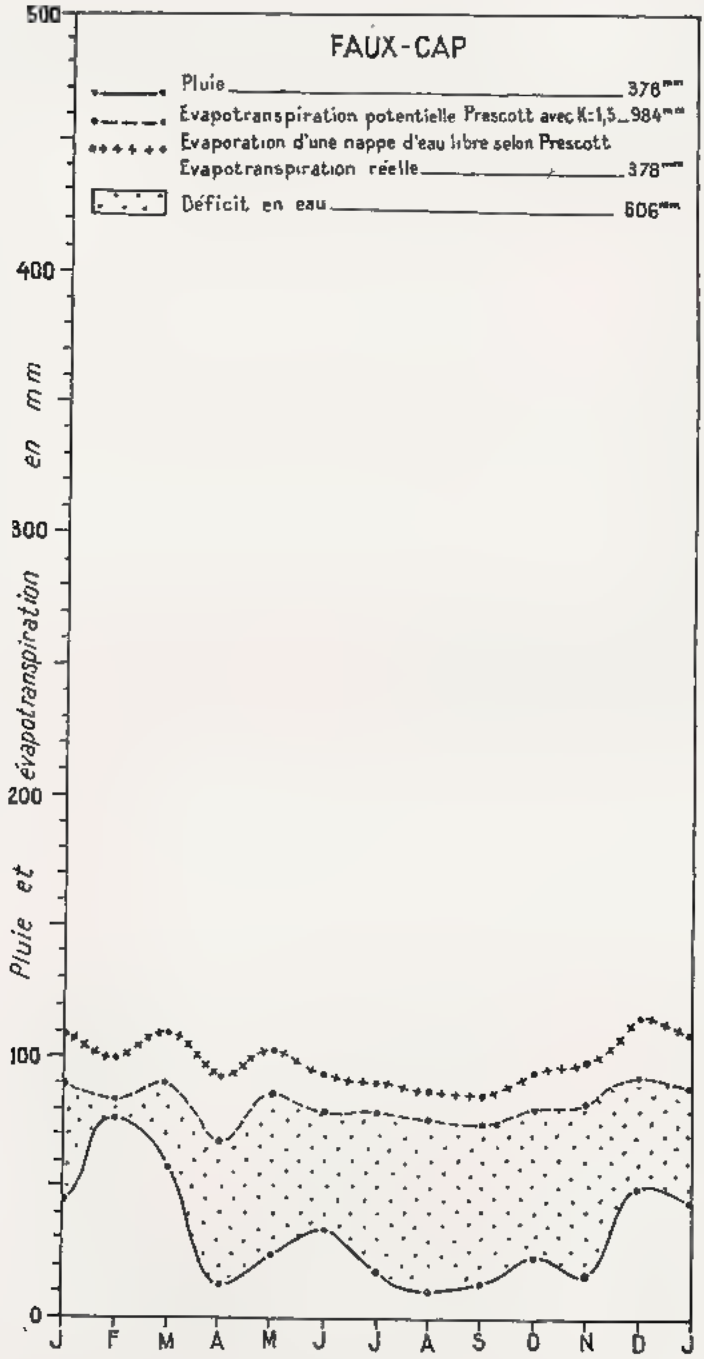


Fig. 26. - Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur le Sud, d'après J. Riquier

Source : MNHN, Paris

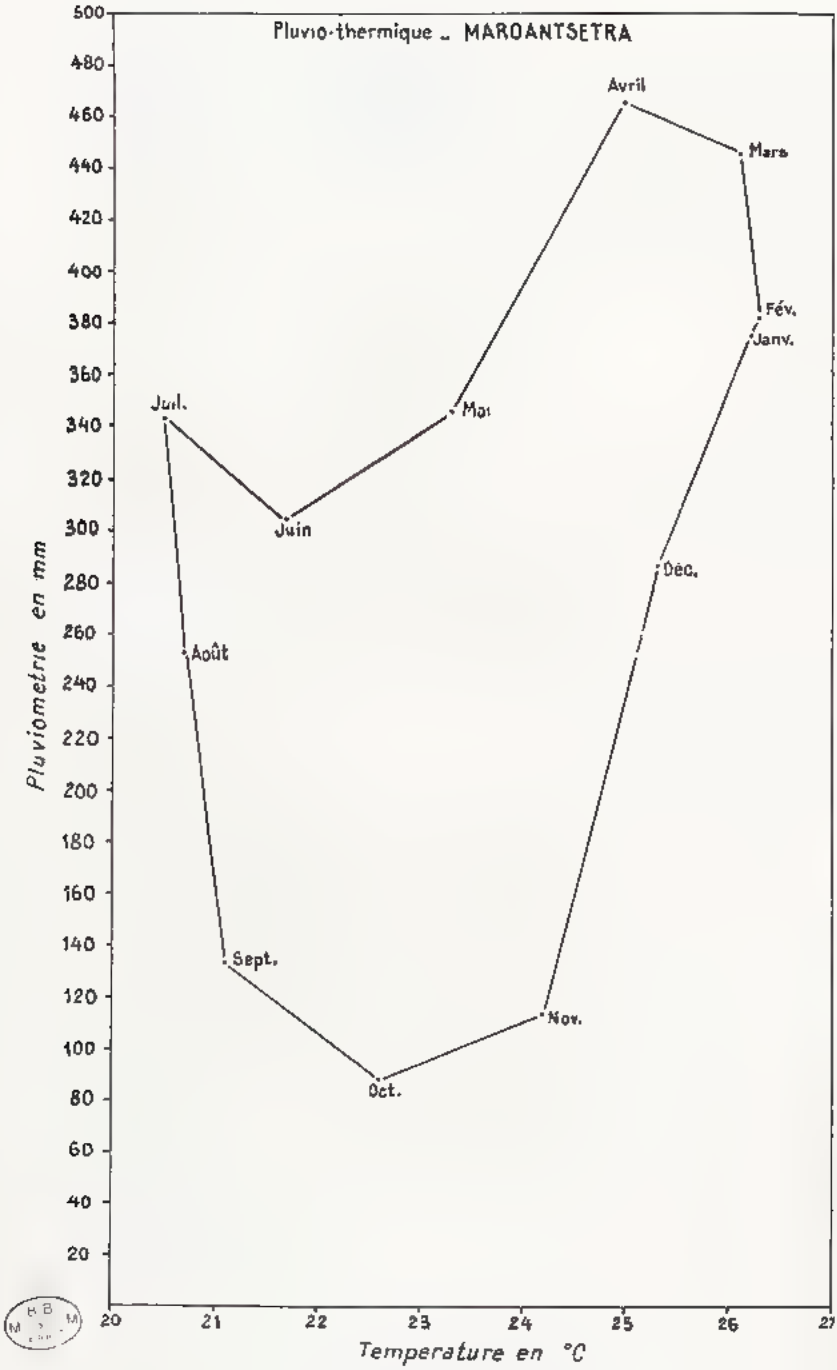


Fig. 27. — Climogramme pluviothermique de la côte Est

Source : MNHN, Paris

de la plus grande partie de l'Ile, et souligne avec force l'isolement climatique de la côte Est, isolement climatique que nous retrouverons en partie dans le peuplement animal.

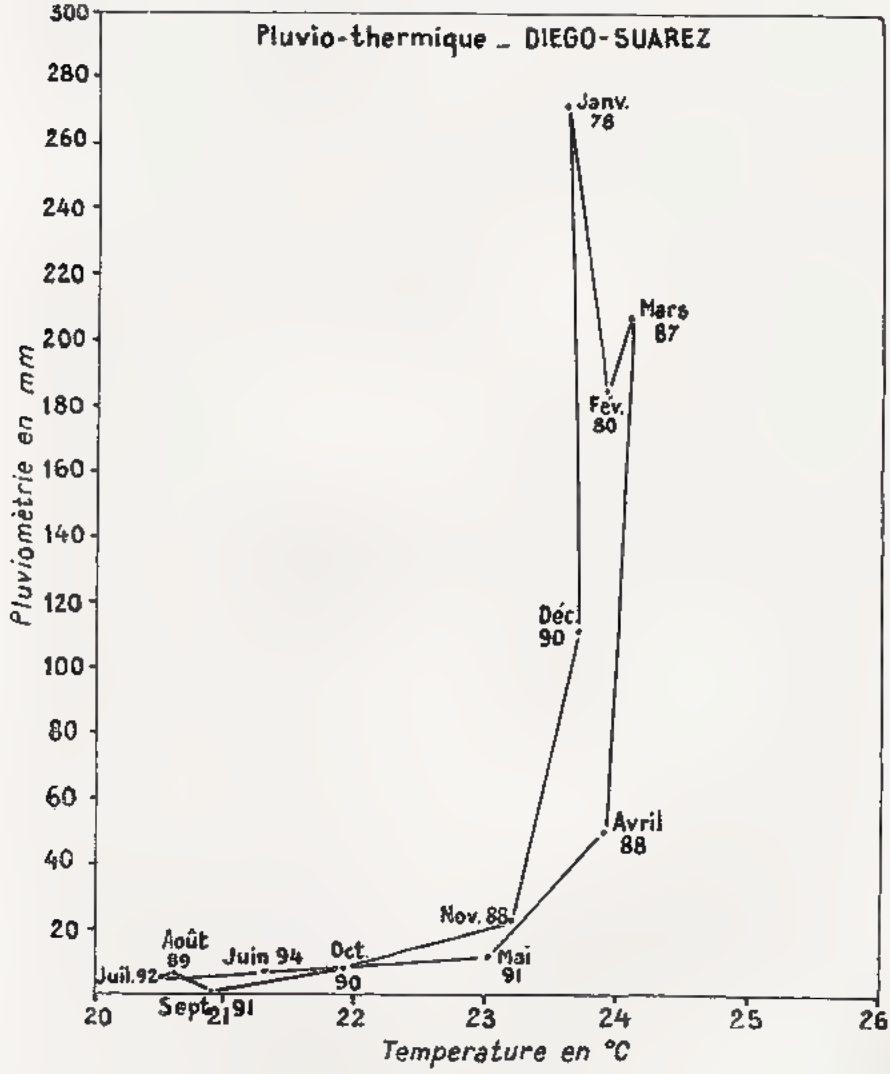


Fig. 28. — Climogramme pluviothermique du Nord

Nous ne disposons pas actuellement de documents assez précis et établis sur un nombre d'années suffisant, pour parler de l'insolation ou des rayonnements. On a souvent dit (BOITEAU, 1941) que le rayonnement actinique particulièrement intense de Madagascar

Source : MNHN, Paris

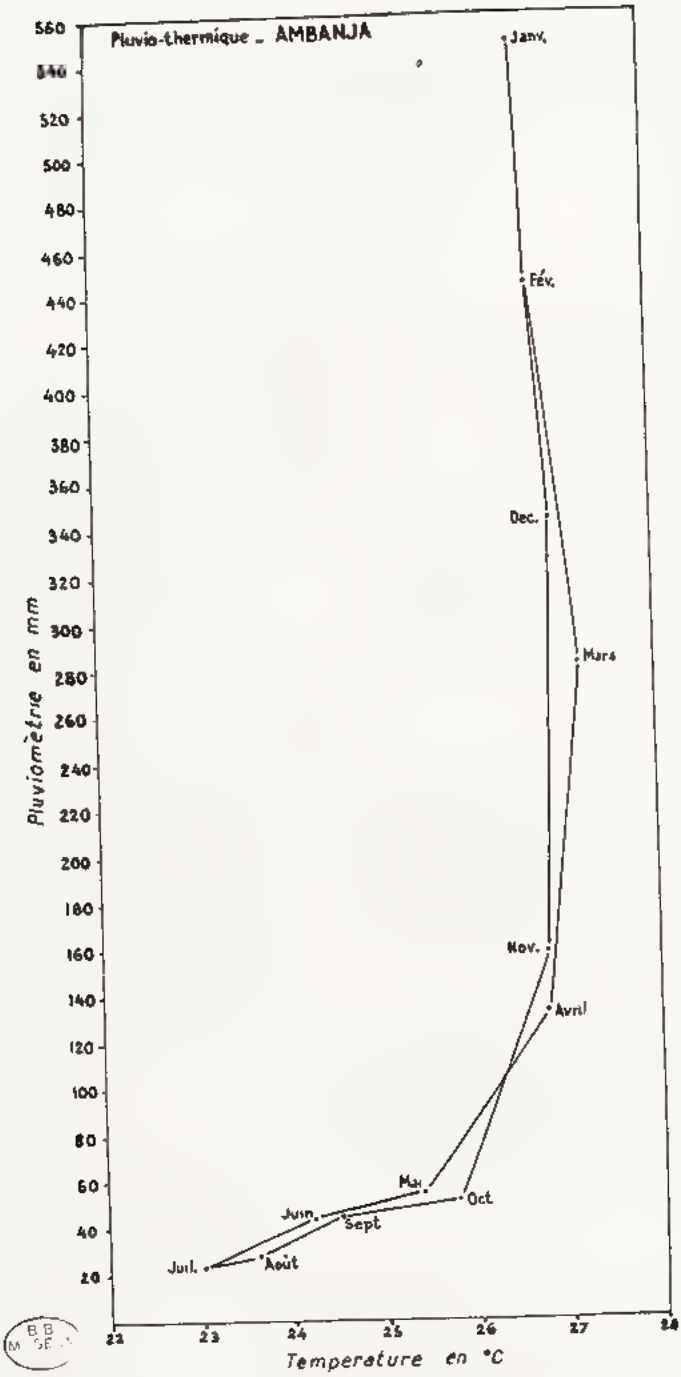


Fig. 29 — Climogramme pluviothermique du Sambirano (températures maxima)

Source : MNHN, Paris

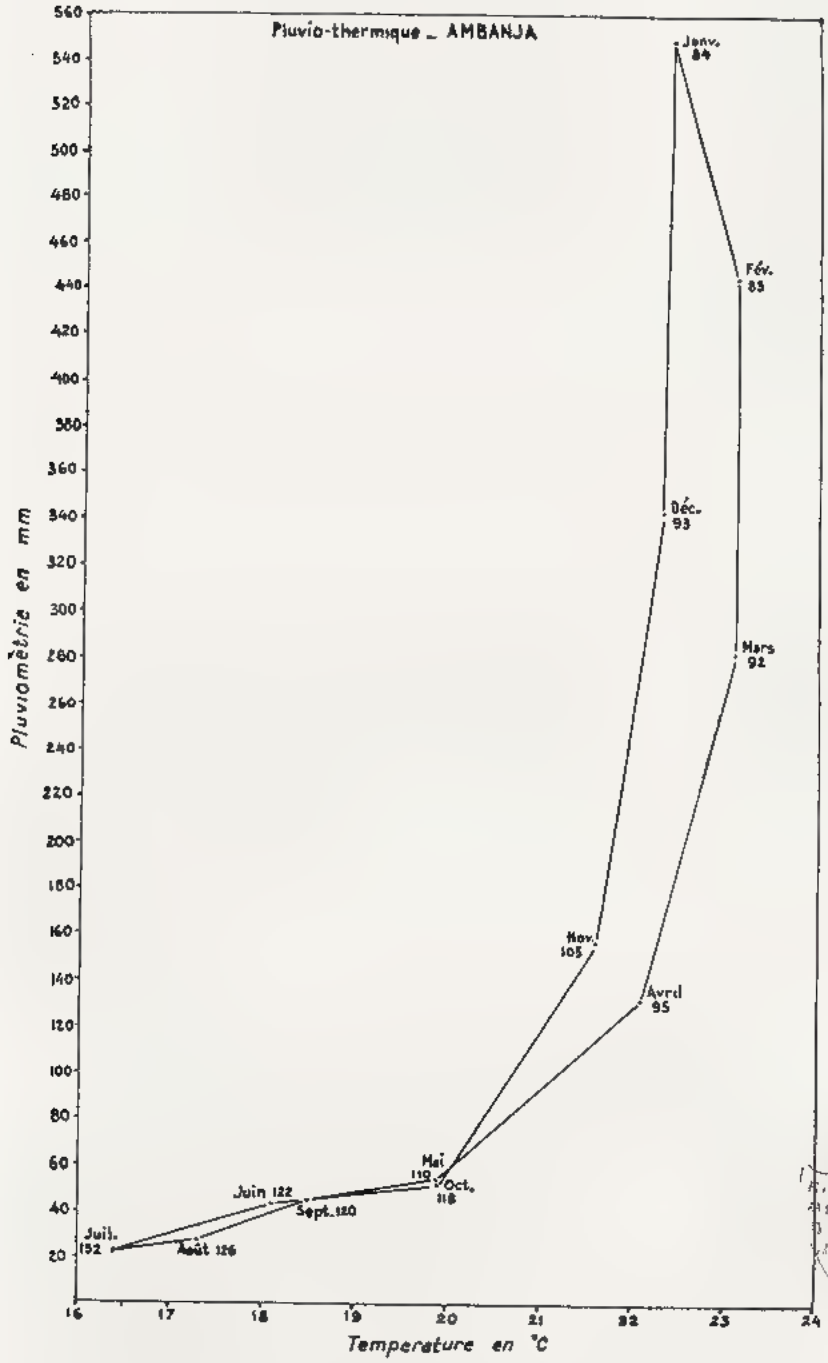


Fig. 30. — Climogramme pluviothermique du Sambirano (températures moyennes)

Source : MNHN, Paris

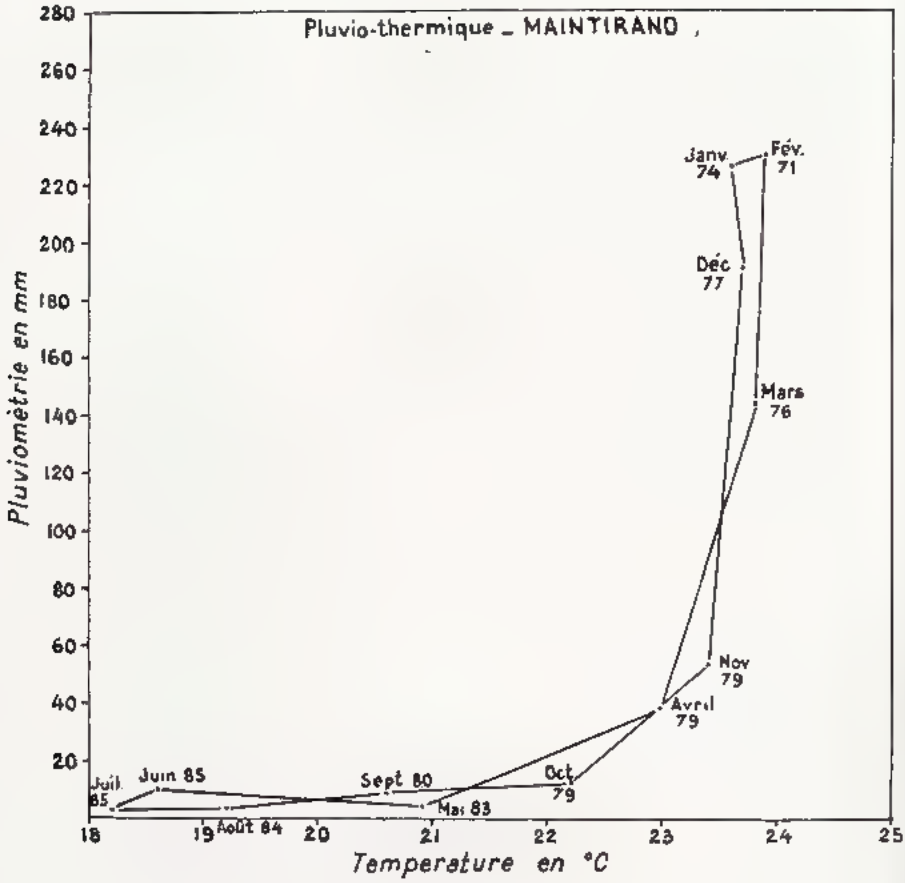


Fig. 31. — Climogramme pluviothermique de l'Ouest

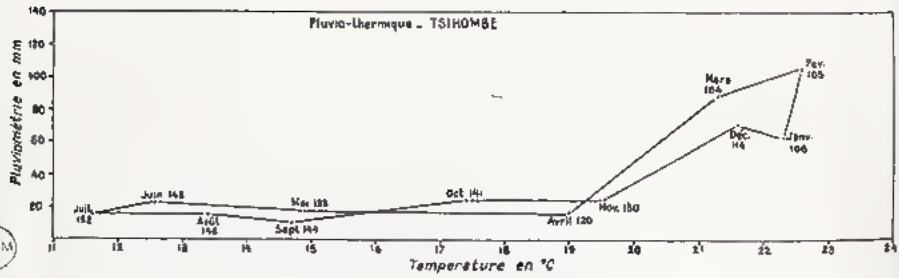


Fig. 32. — Climogramme pluviothermique du Sud

Source MNHN, Paris

devait avoir une influence sur sa faune. D'autres auteurs, et bien des médecins, ont supposé que les troubles sympathiques si fréquents dans la population des Hauts-Plateaux étaient dus à des rayonnements telluriques anormaux. Malgré la fréquence des anomalies magnétiques, rien ne permet d'appuyer ces affirmations qui restent strictement conjecturales.

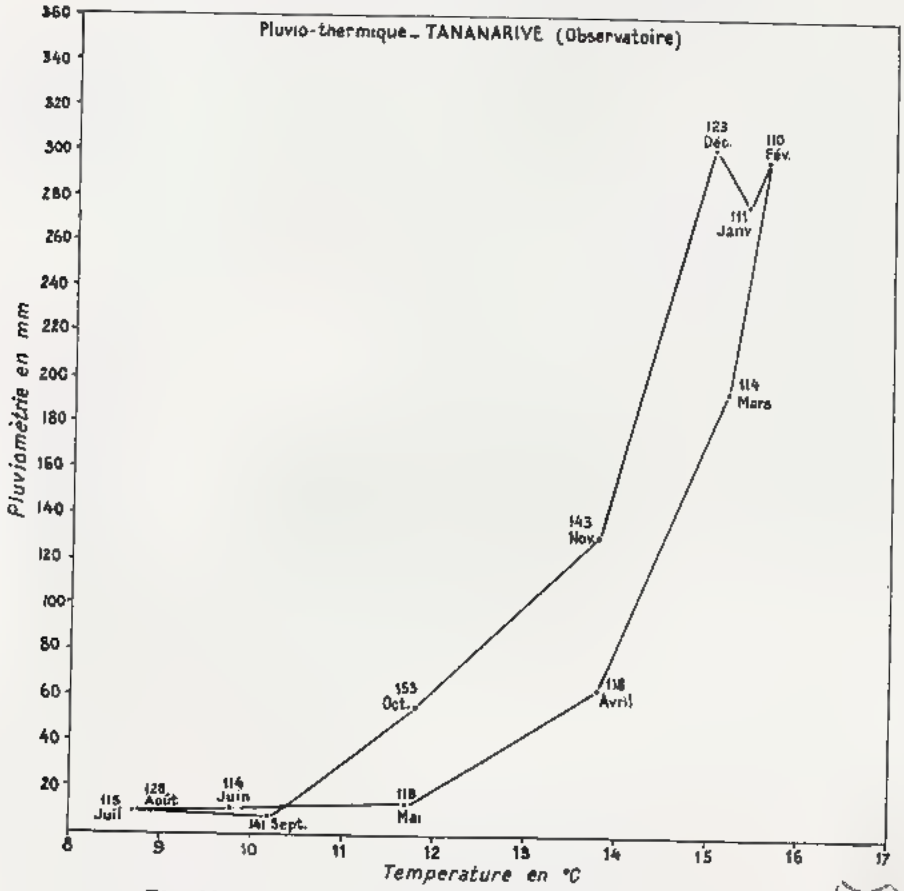


Fig. 33. — Climogramme pluviothermique du Centre

BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATURELLE

Tableau des températures extrêmes et de la pluviosité de quelques stations malgaches

	T max.	T min	Pluviosité annuelle mm
Ambanja	34° 4	11° 5	2146
Ambovombe ..	39° 6	3° 8	606
Beloha	41° 6	4° 9	423
Diégo-Suarez ..	36° 7	17°	886
Majunga	37° 5	13° 7	1658
Maroantsetra	35° 9	13°	3536

Source : MNHN, Paris

	T max.	T min	Pluviosité annuelle mm
Morondava	38° 2	8° 7	725
Nosy Be	34° 8	15°	2250
Tamatave	35° 2	14° 5	3465
Tananarive	34° 8	1° 2	1379
Tsihombe	40° 8	4° 6	487

Bien entendu, pour le biologiste, bien des détails de microclimatologie viendront fausser les cartes climatiques, quel que soit le principe qui ait présidé à leur établissement. L'importance de l'humidité spéciale d'Ambovombe, de l'effet de fœhn dans la région de Tsivory, des cuvettes thermiques de Miandrivazo ou Ankavandra, des zones à rémission thermique de janvier comme Nosy Be, est sans doute plus considérable que celle des températures absolues ou de la pluviométrie globale Mais il ne s'agit encore là que de phénomènes mésoclimatiques et l'étude de la microclimatologie n'est pas même commencée à Madagascar.

Notons en passant que, comme il était aisé de le prévoir, les oppositions climatiques sont très sensiblement atténuées sur les petites îles de la dition.

Il suffit pour s'en rendre compte de comparer les données climatiques pour Tromelin et Europa, qui encadrent Madagascar au nord-est et au sud-ouest, par exemple, ce qui, grâce aux chiffres fournis par le Service météorologique, est chose aisée :

Mois	Jan.	Fev	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sep.	Oct	Nov.	Déc.
					Tromelin année 1956							
RR	inc	224,4	228,8	78,9	103,8	44,0	26,0	26,4	45,9	26,2	14,0	44,7
J.	inc.	19	22	15	21	21	13	13	12	14	8	8
Tx .	29,9	29,3	29,3	28,6	27,8	26,5	25,6	26,2	26,4	27,4	28,0	30,0
Tn .	24,7	24,6	24,5	24,0	22,7	21,6	20,8	20,9	21,2	22,0	23,3	25,3
					Europa année 1956							
RR.	156,2	60,4	115,8	30,3	24,2	3,8	28,9	0,2 trosée	6,2	0,7	70,8	101,9
J...	9	7	11	8	2	2	8	0	5	1	5	7
Tx .	31,0	31,9	31,7	29,8	29,0	27,3	25,4	26,7	27,0	28,3	29,3	28,8
Tn .	24,3	25,3	24,7	22,7	20,5	18,5	16,9	17,2	19,0	18,9	21,2	21,2

N B RR hauteur d'eau en millimètres et 1/10e.
J nombre de jours de pluie.
Tx température moyenne maximum en degré C et 1/10e
Tn température moyenne minimum en degré C et 1/10e
Inc observations incomplètes

Source : MNHN, Paris

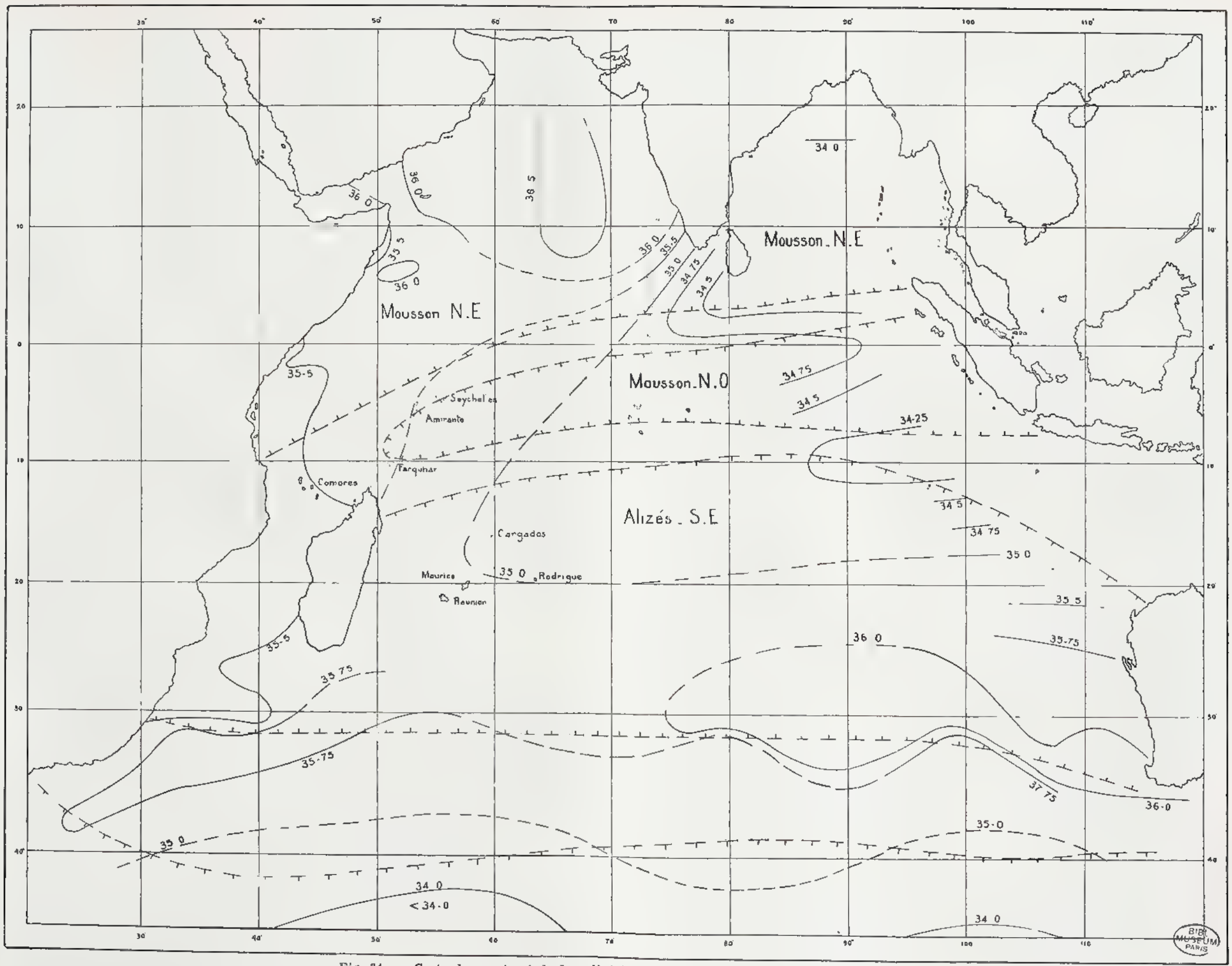


Fig 34. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en décembre-février

Source : MNHN, Paris

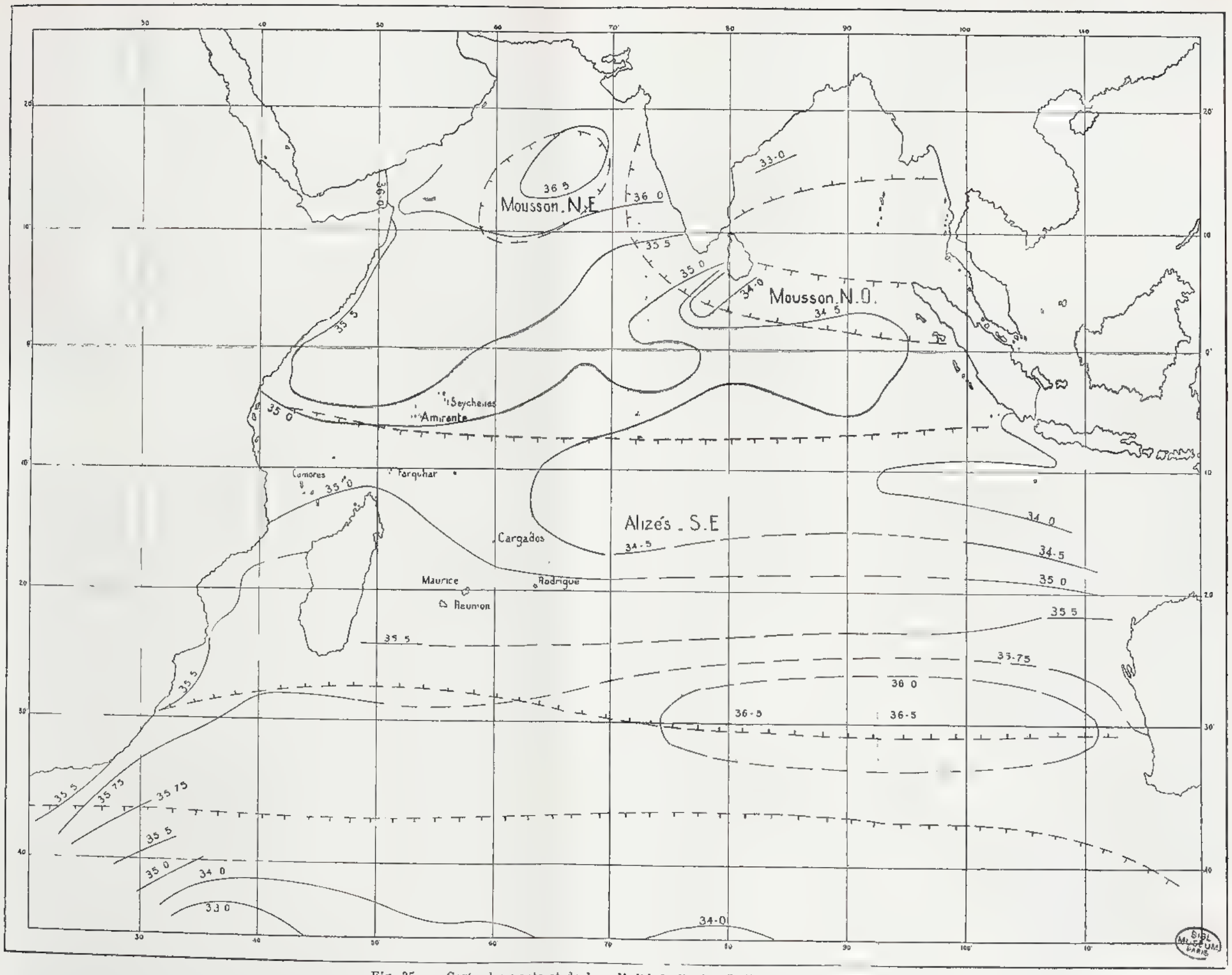


Fig. 35. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en mars-mai

Source : MNHN, Paris

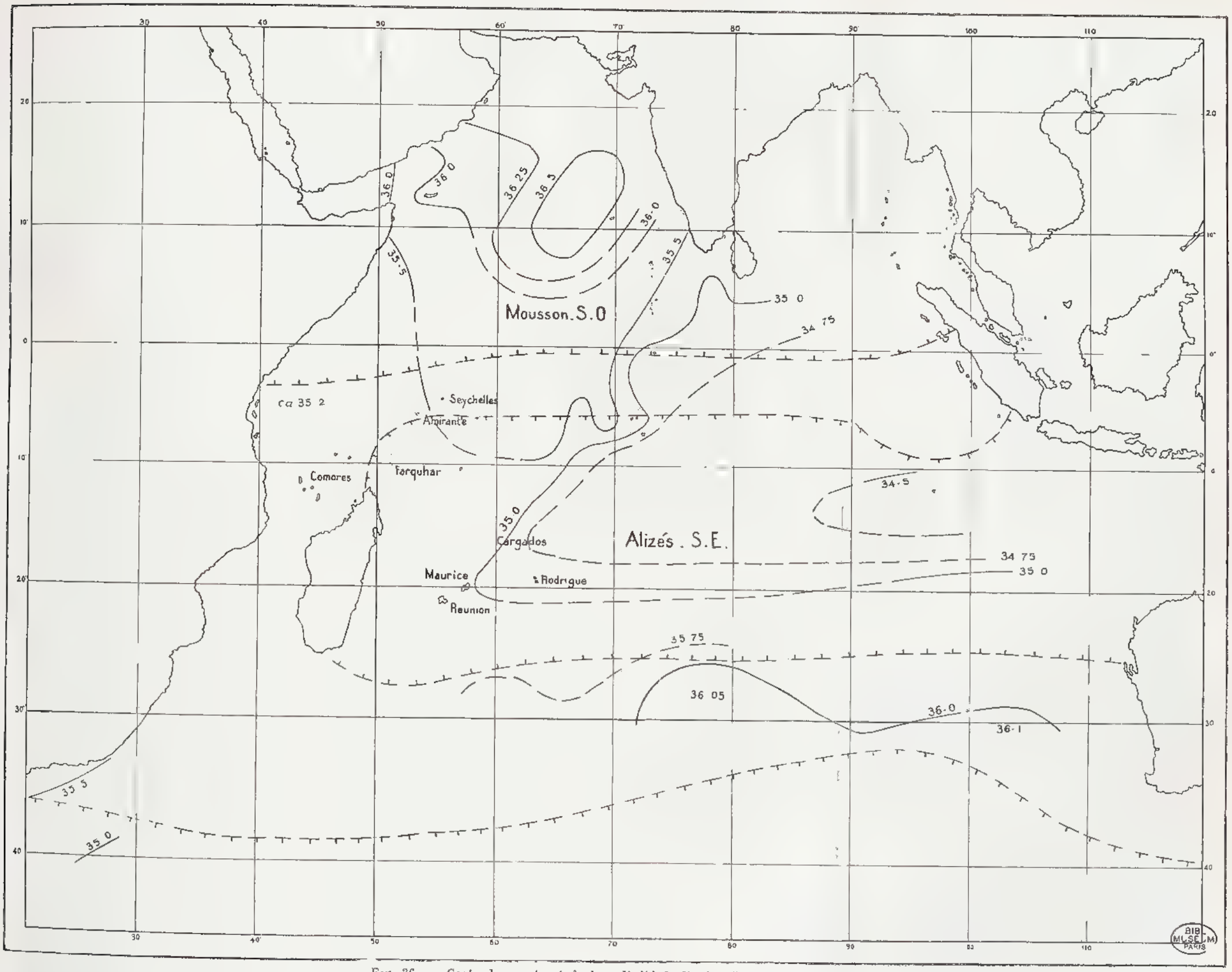


Fig. 36. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en juin-août

Source : MNHN, Paris

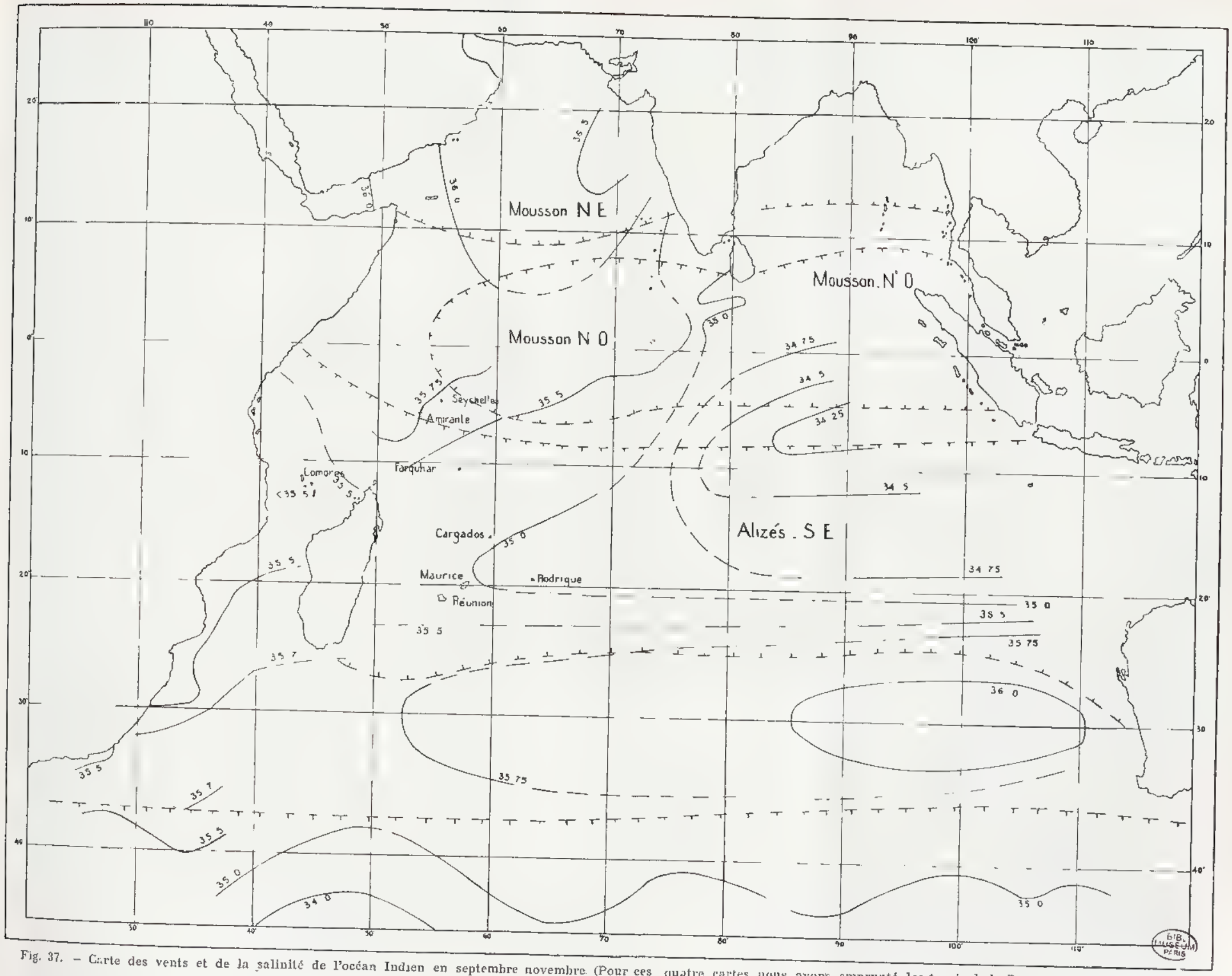


Fig. 37. – Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en septembre novembre (Pour ces quatre cartes nous avons emprunté les tracés de la Percy Sladen Trust Expedition).

Source : MNHN, Paris

Vents et courants

Le régime des vents et des courants présente une importance capitale pour la biogéographie insulaire. Les quatre cartes ci-jointes, extraites des résultats de la Percy Sladen Trust Expedition, donnent une image de la distribution des salinités de surface et des vents, sur l'année, dans l'océan Indien (figs 34 à 37).

Ces cartes établissent que l'ensemble de l'aire est exposé aux Alizés du Sud-Est et aux Moussons du Nord-Ouest.

Les alizés atteignent toujours Madagascar et les Mascareignes, et englobent les îles entre les Amirantes et Madagascar, et la côte d'Afrique, en mars-mai, et septembre-novembre. Le reste de l'année les alizés s'arrêtent à Madagascar.

La mousson du Nord-Ouest atteint les Séchelles et les îles jusqu'aux Farquhar en décembre-février, les Séchelles seules en septembre-novembre. Elle n'atteint jamais normalement Madagascar.

Nous n'avons pu faire figurer que quelques types de trajectoires des cyclones (fig. 38), celles-ci étant, dans le détail, très variables, mais, d'une façon très générale, elles se déroulent de l'Est vers l'Ouest, passent sur les Mascareignes et Tromelin, touchent la côte malgache orientale. Parfois, les cyclones traversent l'Ile et poursuivent leur cours vers la côte africaine, en balayant les Comores ou Europa. Ils n'atteignent l'Afrique qu'exceptionnellement, mais le plus souvent se perdent en mer ou se recourbent vers le Sud, et viennent mourir sur la région Ouest de Madagascar. Ni vents normaux, ni vents cycloniques, ne relient normalement l'Afrique à Madagascar. Dans quelques cas exceptionnels, les cyclones vont des Comores jusqu'à Nosy Be et Madagascar (février 1959), mais, normalement, les vents sont toujours dans le sens Madagascar — Comores.

Nous ne savons pas si les contre-alizés d'altitude jouent un rôle biologique (1).

La répartition des courants marins semble définir des courants généraux Est-Ouest, atteignant toute la côte orientale de Madagascar. Des courants nord-sud existeraient entre le Somaliland et le nord-ouest de Madagascar.

Une place à part dans ces courants peut être faite aux courants provenant des fleuves — dont le Zambèze — qui se jettent sur la côte orientale d'Afrique dans le canal de Mozambique. Sujets à des

(1) Les études (en Europe et en Amérique du Nord surtout) du plankton aérien ont montré sa rapide raréfaction en altitude, mais sa persistance jusqu'au-delà de 3 000 m. Nous ne savons ce qui se passe sous les tropiques.

Source : MNHN, Paris

crues très violentes (en 1958 tout le bas Zambèze a été ainsi inondé par une crue géante) ces fleuves doivent rejeter fort loin en mer des troncs d'arbres, des amas de branchages, etc. Et ces radeaux flottants, s'ils ont été lancés assez loin, peuvent fort bien, compte tenu des courants de surface du Canal de Mozambique (cf. campagnes du Robert GIRAUD), dériver jusqu'à la côte malgache.

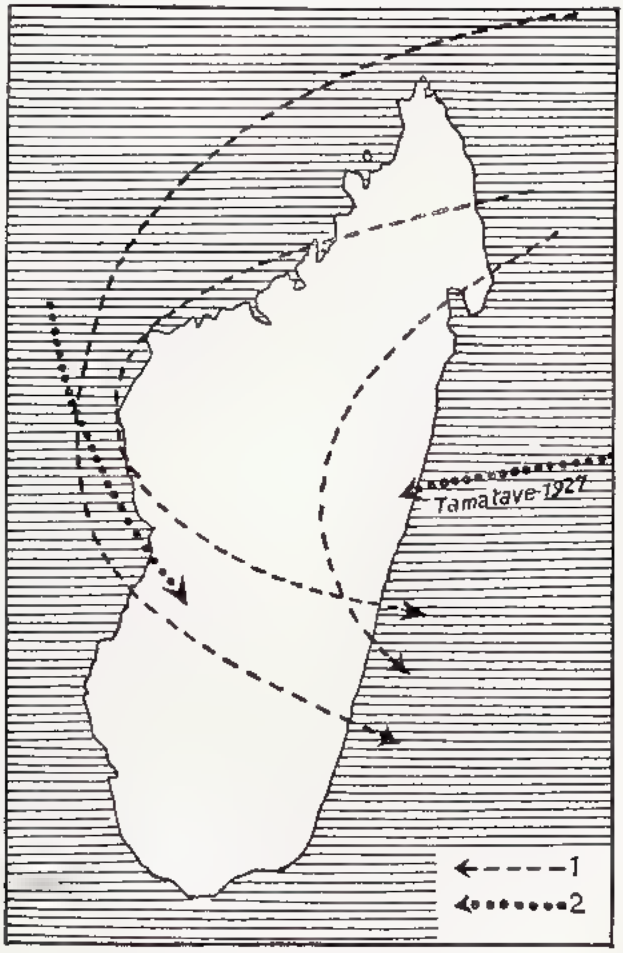


Fig. 38. - Tracés des cyclones affectant Madagascar. — tracés habituels; ... tracés exceptionnels. D'après DUVERGÉ

En pratique cependant, si nous connaissons des cas relativement nombreux, et certains récents, de navires désemparés ayant dérivé de Madagascar et des Comores jusqu'à la côte africaine, il ne semble pas que l'inverse se soit produit.

Source : MNHN, Paris

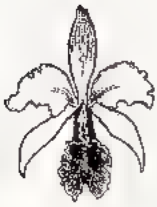
Cependant la présence, sur les récifs de l'île Europa, d'un squelette d'éléphant (GOUDEAU, 1960) pose le problème de ces transports d'Ouest en Est, et paraît permettre d'en retenir le principe, s'il ne s'agit pas là des suites d'un naufrage.

Bien entendu, les îles situées de part et d'autre de la masse malgache n'ont pas exactement le même régime de vents. Le tableau ci-dessous, établi par le Service météorologique, montre cependant que si les vents d'Ouest et de Nord-Ouest sont plus fréquents à Europa qu'à Tromelin, les vents dominants restent du nord, de l'est et du sud-est à Tromelin, de l'est, du sud-est et du sud à Europa Dans les deux cas la fréquence des vents d'Ouest est presque négligeable.

Direction	*Pourcentage des directions en rose de 8*								*Pourcentage des vitesses en m/s*						
	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	Calme	1/3	4/7	8/11	12/15	16/19	19
TROMELIN															
Vents au sol, période 1955-1956															
Moyenne de huit observations par jour															
Janvier	23	17	37	10	4	0	3	5	1	23	51	20	2	2	1
Février	11	7	40	19	15	3	3	1	1	22	62	14	1	0	0
Mars	14	7	34	12	5	5	10	12	1	30	43	16	8	2	0
Avril	1	1	55	31	8	4	0	0	0	11	47	39	3	0	0
Juin	1	2	60	32	4	0	1	0	0	5	15	50	29	1	0
Juillet	0	0	67	27	6	0	0	0	0	3	24	55	16	1	1
Août	1	2	62	29	3	1	1	1	0	2	27	65	5	0	0
Septembre	0	1	85	13	1	0	0	0	0	1	16	72	10	1	0
Octobre	1	2	76	19	1	0	0	0	1	6	38	54	1	0	0
Novembre	6	9	74	8	1	1	0	1	0	9	63	28	0	0	0
Décembre	11	16	63	3	2	0	1	3	1	13	71	15	0	0	0
EUROPA															
Période 1952-1956															
Janvier	10	3	11	21	41	1	6	4	3	32	43	13	3		1
Février	8	5	15	26	35	2	4	3	2	41	44	10	1	1	1
Mars	6	2	10	27	43	3	3	2	4	30	38	24	2	1	1
Avril	3	1	8	25	53	3	3	1	3	32	42	17	2	0	0
Mai	5	2	7	32	38	4	5	4	3	33	40	16	2	1	0
Juin	5	1	7	29	48	2	3	1	4	32	49	15	0	0	0
Juillet	5	1	6	30	47	2	4	2	3	40	40	15	2	0	0
Août	12	5	9	22	41	3	3	2	3	43	42	12	1	0	0
Septembre	12	5	10	15	42	6	5	2	3	35	42	17	2	0	0
Octobre	9	6	10	17	44	3	3	3	3	34	45	14	1	0	0
Novembre	16	4	12	14	40	3	4	3	4	43	40	11	1	0	1
Décembre	16	6	11	10	42	2	6	5	4	44	47	9	1	1	1

Source : MNHN, Paris

Enfin, soulignons que l'obtention de plus en plus fréquente de la pluie artificielle risque de modifier certains traits climatiques, en particulier en zone aride. La campagne expérimentale de 1960 dans le Sud, où l'ensemencement est fait, quotidiennement, par ballon-sonde, permettra, lorsqu'elle aura été analysée, de connaître l'incidence possible de ces pratiques sur le volume total des précipitations, sur leur répartition saisonnière et sur l'écologie régionale.



Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

PALÉOGÉOGRAPHIE

Les seuls documents paléogéographiques dont nous puissions disposer sont, d'une part, les données statigraphiques anciennes, d'autre part les faits morphologiques récents.

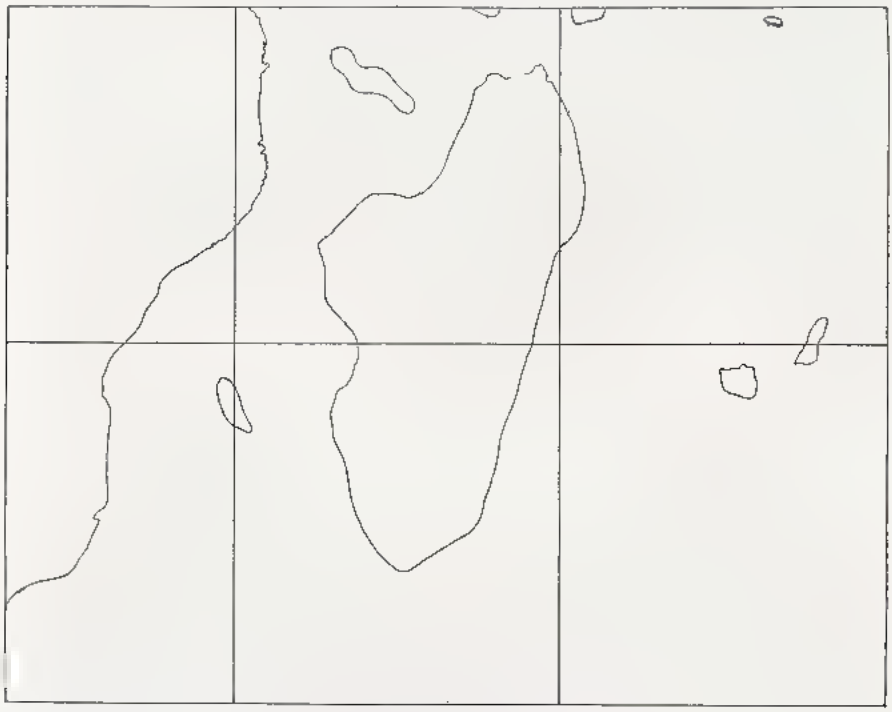


Fig 39 — Tracé, sur la carte bathymétrique du Prince de Monaco des contours de Madagascar, de l'Afrique Orientale et des îles annexes, pour une régression de 1 000 mètres

Si nous considérons d'abord les seconds, nous pouvons rappeler que, selon Bourcart, il aurait existé quatre régressions importantes depuis le Miocène.

Source : MNHN, Paris

Ces régressions s'inscriraient comme suit :

	mètres
au Pontien (Miocène supérieur, début Pliocène)	1.000
au Villafranchien (Pliocène)	500
au Grimaldien (Quaternaire)	200
au Préflandrien (Quaternaire)	100

Reportées sur la carte bathymétrique du Prince de Monaco (fig. 39), ces régressions ne modifient pas sensiblement les limites des terres actuellement émergées. En particulier elles n'établissent aucune continuité entre les groupes d'îles actuellement isolés. On peut affirmer semble-t-il, de façon catégorique, que, depuis le Pontien, aucun changement substantiel n'a affecté la région étudiée du fait des régressions marines. Si les distances ont été réduites entre certaines îles, la faune n'a pu, à aucun moment, opérer ses déplacements par voie de terre.

Des recherches récentes, en particulier une croisière de la *Calypso*, ont établi en outre qu'entre les diverses îles de l'archipel des Comores il existe toujours des fosses de plus de 1 000 mètres; il s'ensuit que l'Archipel, au Pontien, n'était pas formé, comme nous le figurons, sur la base de la carte tirée de la carte de Monaco, d'un bloc unique, mais d'îles séparées, plus proches sans doute les unes des autres, mais non contiguës.

Notons en passant que les transgressions marines, pour la même période, n'ont pu jouer qu'un rôle effacé en favorisant la spéciation par isolement.

En effet, les transgressions récentes connues nous donnent les valeurs suivantes :

Plaisancien (Pliocène)	+ 200
Sicilien (Quaternaire)	+ 100
Tyrrhénien (Quaternaire)	+ 30
Oulpien	+ 5 à + 8
Néolithique	+ 2

Ces transgressions ont dû noyer complètement les zones côtières basses de Madagascar, mais laisser intacte la plus grande partie du pays en arrière d'une ligne de rivages sensiblement parallèle à la ligne actuelle. La disposition des reliefs malgaches autour d'un haut noyau central a fortement diminué l'incidence des transgressions sur la spéciation, pour les périodes plus anciennes.

Il est probable que le problème est en réalité infiniment plus complexe, car on en vient à douter actuellement du caractère de généralité des mouvements plioquaternaires. A Madagascar même, on doit noter la succession de plages soulevées dans la

Source : MNHN, Paris

région de Fort-Dauphin, de la basse Betsiboka et de la partie nord de l'Ile (Bobaomby et côte Nord-Est), alternant avec des zones de subsidence sur le littoral Mikea, la baie de Bombetoka et celle du Sambirano. Tout se passe comme si les subsidences s'étaient poursuivies de façon continue pendant de très longues périodes et que les mouvements de divers secteurs continentaux s'étaient opérés indépendamment les uns des autres En ce cas, et si les limites de ces compartiments n'ont pas été rigoureusement constantes, les mouvements discordants de deux compartiments voisins ont pu aboutir à créer des isolats et à faciliter la spéciation récente, mais à un degré assez limité.

Si nous admettons que le dernier abaissement important du niveau marin s'est situé au Würmien à — 100 mètres, étant donné que le nord-ouest de Madagascar et Mayotte (informations orales de M. Battistini) montrent des vallées sous-marines jusqu'à la cote — 100, il se serait bien manifesté à Madagascar. En ce cas, l'isolement de Nosy Be et de Sainte-Marie ne saurait remonter à une époque plus ancienne. L'ampleur de l'endémisme de ces deux îles montre la rapidité de la spéciation locale.

L'existence d'au moins une régression marine importante dans la région malgache nous est démontrée par la récente découverte de galets fluviaux sur le banc de l'Etoile (Battistini, 1960)

Les données stratigraphiques anciennes.

La base de toute biogéographie est bien évidemment fournie par la paléogéographie telle que les données géologiques nous permettent de l'établir.

Ces données géologiques sont de deux ordres

- d'une part les faits indiscutables. La présence en tel point d'un dépôt d'origine marine d'âge connu permet d'affirmer la présence de la mer en ce point à cet étage

Malheureusement, des facteurs nombreux, et de sens très divers, limitent le nombre des faits sur lesquels travailler : on peut citer l'insuffisance de nos connaissances sur les dépôts géologiques actuellement exondés; l'ignorance, pratiquement totale, relative à la nature des dépôts actuellement submergés, ne serait-ce que sous vingt mètres d'eau; le rôle peut-être très important des cycles d'érosion anciens; le fait qu'un recouvrement sédimentaire récent, même faible, peut parfois masquer totalement un dépôt plus ancien, si celui-ci ne se rattache pas à un ensemble plus important.

Ainsi, tout en ne perdant jamais de vue les faits, devons-nous aussi faire souvent appel à de *simples probabilités*, bien entendu une telle méthode, par ce qu'elle introduit de subjectif, ne pourra

Source : MNHN, Paris

jamais apporter que des présomptions et non des certitudes, et le raisonnement devra toujours s'appuyer de préférence sur les faits.

Certes de prestigieuses reconstitutions paléo géographiques ont été tentées par les maîtres de la Géologie ou de la Biogéographie Certaines de ces reconstitutions, et parfois parmi les moins vraisemblables, ont été vérifiées grâce à de nouvelles découvertes Mais lorsque l'on se propose l'étude de la biogéographie d'une région déterminée, il semble inadmissible de faire appel, d'emblée, à de telles reconstitutions. La seule méthode sûre recherchera les faits indiscutables, les reliera entre eux et ce n'est que si des contradictions apparaissent entre ces faits que l'on se croira autorisé à émettre des hypothèses.

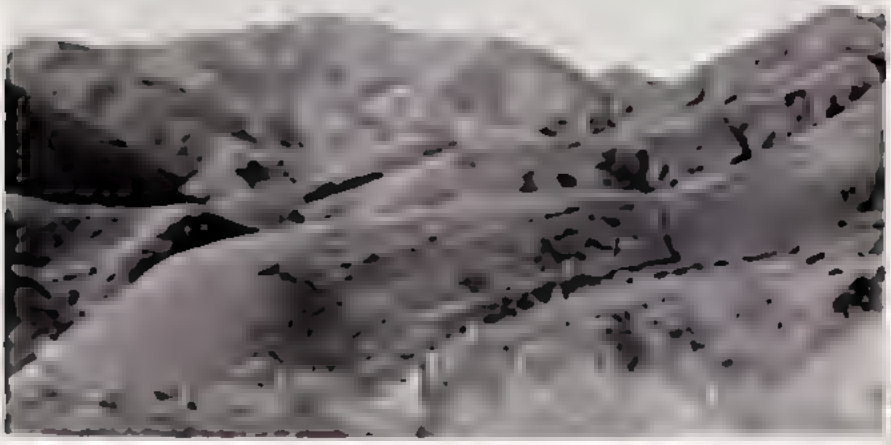
Dans ce qui suit, nous n'examinerons le problème des liaisons continentales de Madagascar qu'à partir du début du secondaire. Les documents paléontologiques montrent en effet que, pratiquement, aucune des familles actuelles n'existait avant le secondaire. Nous sommes donc en droit de penser que les mouvements géologiques antérieurs à cette époque n'ont sans doute pas d'importance réelle pour le peuplement zoologique actuel de Madagascar.

Ceci nous amènera à négliger les similitudes géologiques, pétrographiques ou tectoniques que divers auteurs, et parmi les meilleurs, ont signalé entre Madagascar, d'une part, l'Inde ou l'Afrique australe ou orientale de l'autre. Ces similitudes portent en effet essentiellement sur les formations géologiques les plus anciennes.

Une récente mise au point du général COLLIGNON (1) établit qu'au Secondaire il n'existe aucune lacune dans les dépôts paléontologiques d'origine marine au long des côtes malgaches considérées dans leur ensemble. Certes, en différents points, les dépôts sont discontinus, ou séparés par des dépôts d'origine continentale. Mais ces lacunes, auxquelles ne correspondent pas en général des lacunes synchrones et symétriques sur la côte d'Afrique Orientale, sont trop localisées pour permettre de les attribuer à autre chose qu'à des fluctuations locales de la ligne de rivage. Comme, de plus, il n'existe aucun indice de mouvements orogéniques importants en concordance avec les lacunes, on peut affirmer que, pendant le Secondaire, le canal de Mozambique, de largeur peut être un peu variable, a constitué un élément permanent de la géographie régionale.

(1) P.V. de la réunion de la C.C.T.A., Tananarive, 1957, tome II.

Source : MNHN, Paris



[illegible]es et cultures sèches en zone de Hauts-Plateaux.
[illegible]e Géologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Cependant F. DIXEY (1), utilisant plus la géomorphologie que la stratigraphie, admet que jusqu'au Jurassique moyen, un pont *intermittent* a dû exister entre le cap Saint-Andre et Moçambique. Pont qui n'aurait du reste pas nécessairement été complètement asséché. Un tel pont préjurassique aurait aussi pu exister plus au Sud.

Ce serait à partir du Jurassique que la surélévation du massif central et oriental de Madagascar aurait pris place pendant que le géosynclinal du Moçambique s'enfonçait.

D'autre part DIXEY insiste sur le fait qu'au sud de la ligne cap Saint-André-Moçambique et jusqu'au Lias, les dépôts sédimentaires sont essentiellement continentaux, alors qu'ils sont surtout marins au Nord.

Notons cependant que dans la mesure, faible il est vrai, où les interprétations de DIXEY reposent sur la carte bathymétrique du canal de Moçambique, celle qu'il publie est très inexacte et ne tient pas compte des grands fonds repérés autour des Comores et entre elles par la *Calypso*, et des hauts fonds relevés par le *Laperouse* en divers points du milieu du canal.

Notons enfin que DIXEY admet l'extension de Madagascar, vers l'Est, sur «a considerable land area» qui fut faillée vers le Crétacé moyen.

Au Tertiaire, nous devons à M. BESAIRIE, *in litt.*, les quelques indications qui suivent Jusqu'au Lutétien, et en continuité avec les dépôts crétacés, les dépôts marins se suivent sans lacune. Par contre, presque partout sur la côte malgache, l'Eocène supérieur est absent, ou représenté au mieux par des dépôts continentaux. Cette lacune persiste dans l'Oligocène inférieur (Stampien). Cependant la présence de Stampien, au large des côtes malgaches, au moins à titre de témoin, sur l'île Kalakajoro, le fait que le Bartonien (base de l'Eocène supérieur) est marin sur la côte du Mozambique, rendent peu vraisemblable l'existence, à cette période, d'autre chose que d'une fluctuation locale, et limitée, des lignes de rivages. Rien ne parle en faveur d'une connexion trans-mozambique.

Une nouvelle lacune de sédimentation marine s'observe à Madagascar au Miocène supérieur et au Pliocène. Mais, là encore, du Pliocène marin est connu des côtes du Mozambique et du Tanganyika. Ceci évoque encore plutôt des variations locales des lignes de rivage que des mouvements d'ensemble dans le canal.

---

(1) Some aspects of the Geomorphology of Central and Southern Africa Alex. L. du Toit Memorial Lectures n° 4. *Geol. Soc of South Africa*, s.d.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, en admettant les cycles marins chiffrés par Bourcart (cf. p 66) les lacunes de sédimentation marine s'inscrivent dans un ensemble de mouvements très limités attribués à des régressions précises.

En résumé, il n'est possible d'admettre de communications terrestres trans-mozambique, basées exclusivement sur le caractère négatif des lacunes dans les séries sédimentaires marines, qu'au cours du Tertiaire et seulement dans l'Eocène supérieur d'une part, le Miocène supérieur d'autre part Ces communications demeurent cependant incertaines; si elles ont existé, elles ont été établies avec la côte orientale d'Afrique au niveau de l'Afrique portugaise, et non avec l'Afrique du Sud Il paraît invraisemblable qu'elles n'aient pas, alors, modifié la faune malgache, nous y reviendrons plus loin; la seconde aurait au moins dû permettre le passage des Ongulés et de la remarquable faune miocène africaine.

Si la paléogéographie n'éclaire qu'imparfaitement les relations africano ou indo-malgaches, et l'histoire du peuplement de Madagascar, il est un domaine paléogéographique d'un exceptionnel intérêt, qui n'a été qu'à peine effleuré, c'est celui des relations entre la faune et les modifications récentes des zones côtières de l'Ile elle-même

Dans la région de Nosy Be, l'isolement insulaire de Nosy Be, Nosy Komba, et les îles du fond de la baie d'Ampasindava, est relativement récent; mais le rattachement d'Ankify à la Grande-Terre est postérieur à l'isolement de Nosy Be. La spéciation présente dans cette région un intérêt considérable. L'ampleur de cette spéciation, le fait que des recherches récentes ont montré que de nombreux insectes, et même des endogées, diffèrent spécifiquement entre Nosy Be et Nosy Komba, distants de quelques centaines de mètres et séparés par des fonds n'excédant pas vingt mètres, soulignent la rapidité du phénomène. La presqu'île d'Ankify, très dégradée par l'homme, est trop mal connue pour être évoquée ici, mais son étude serait cependant intéressante, malgré sa pauvreté. Une première série de recherches sur la faune endogée des diverses îles volcaniques entourant Nosy Be a été lancée; les matériaux récoltés sont encore en cours d'étude. Ils ont permis d'établir qu'Ankify possède des Bembidiides endogés différents de ceux de Nosy Be, tandis que l'on retrouvait à Nosy Mamoka l'*Argiloborus insularis* Jeannel, de Nosy Be, Nosy Komba et Sakatia

Une autre région, la baie d'Antongil, présente le même intérêt. C'est certainement une région d'affaissement récent et l'île de Nosy

Source : MNHN, Paris

Mangabe, par exemple, n'a dû être détachée qu'à une période assez proche de nous. Mais une série d'autres îles, détachées d'abord du continent comme Nosy Mangabe, se sont ensuite trouvées rattachées à la terre par l'afflux d'alluvions; c'est le cas de Varingohitra et d'Ambodivoangy La réunion à la terre peut cependant ne pas suffire à assurer le passage de certaines espèces car il est réalisé en certains cas par un apport de sable, peu favorable, par exemple, aux endogées.

L'étude des faunes spéciales, telle la faune endogée, doit éclairer la paléogéographie, et surtout nous renseigner sur les particularités de l'évolution des espèces en fonction d'un isolement micro-insulaire. Cette étude est en cours, et M. J. Vadon, en liaison avec l'I.R S M., procède à l'analyse exhaustive de la faune endogée des divers habitats de la baie d'Antongil.

Mais il est encore trop tôt pour faire plus que de signaler ce problème.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

PALÉOCLIMATOLOGIE

Les documents paléoclimatologiques sur Madagascar sont très peu nombreux.

Les données directes se limitent à des indications très générales : sécheresse extrême du Karroo, période d'humidité supérieure à la normale dans un passé assez récent (extension du lac Alaotra, gisements sub-fossiles à animaux palustres en zone subdésertique actuelle; terrasses traduisant l'existence de plusieurs cycles d'érosion sur les plateaux), et aux résultats de l'analyse géomorphologique de l'Extrême-Sud par BATTISTINI. Celui-ci met en évidence des changements relativement récents et sensibles de la direction des alizés; il montre la succession de phases chaudes et sèches (type actuel) et de phases plus humides, pluviales, au cours du pleistocène.

Nous possédons aussi quelques données indirectes. PERRIER de la BATHIE, se basant sur la flore, parle d'un dessèchement considérable lié à l'érosion de la chaîne centrale.

Par ailleurs les quelques documents paléomagnétiques paraissent établir qu'au Crétacé (Turonien), Madagascar avait la même situation géographique, par rapport aux pôles, qu'aujourd'hui (1).

L'analyse palynologique des tourbières a été entreprise, sous l'égide de l'I.R.S.M., par le professeur STRAKA. Les résultats n'ont pas encore été publiés (2).

(1) A. ROCHE, L. CATTALA, J. BOULANGER. Sur l'aimantation des basaltes de Madagascar. — *C.R. Acad. Sciences, Paris* 246, 1958, p. 2922-2924.

(2) Une note préliminaire de STRAKA, en décrivant les diverses stations à tourbières de Madagascar, a signalé des profils de 10,50 mètres dans des cratères volcaniques ou des lacs barrés par des coulées de laves, de 2,60 mètres dans les sources et les bas-fonds marécageux; de 3,20 mètres à 3,70 mètres sur la falaise et la Côte Est, et de 1,20 mètre dans l'Ouest.

Ces profils seront soumis à une analyse palynologique et à l'étude du radiocarbone.

Source : MNHN, Paris

L'étude des sols latéritiques (1) semble indiquer que, depuis la fin du Tertiaire, les changements climatiques ont été limités et ne s'accompagnent d'aucun bouleversement. Du moins est-ce ainsi qu'est interprétée la série continue des faits pédogénétiques qui caractérisent les latérites des hauts-plateaux malgaches.

L'ensemble de ces rares données, toutes au reste encore quelque peu hypothétiques, et passablement disparates, paraît établir une relative continuité du climat malgache, au moins depuis les dernières phases du Tertiaire; aucune trace de glaciation montagnarde, aucune preuve de l'existence de pluviaux accentués et étendus, n'a pu être trouvée. Les variations notées, pour réelles qu'elles soient, ont eu un caractère plus local que général.

L'isolement géographique paraît s'être accompagné d'une relative constance climatique.

L'existence de cycles de surrection suivis de cycles d'érosion, cycles remontant jusqu'à une très grande antiquité et ayant laissé des traces visibles dans les successions de terrasses superposées, est bien établie à Madagascar. L'incidence de ces cycles sur la nature du couvert végétal est cependant encore inconnue et paraît peu vraisemblable pour les périodes prétertiaires et pour tout le tertiaire inférieur et moyen

A ces conclusions, que l'on peut tirer des quelques faits d'observation disponibles, s'opposent les données que E.-A. Bernard (2) dégage des considérations théoriques et d'une théorie astronomique des pluviaux et interpluviaux africains Notons cependant que les conséquences de la théorie de Milankovitch n'ont été calculées par l'auteur que pour la cuvette congolaise et qu'elles ne peuvent être étendues purement et simplement aux régions tropicales voisines. Nous n'en retiendrons donc ici que le fait que l'auteur reconnaît, pour les latitudes tropicales africaines, quatorze périodes displuviales pendant le dernier million d'années Trois longues périodes d'aridité permanente s'établiraient :

de 860.000 à 760.000 ans;
de 655 000 à 510.000 ans;
de 400.000 à 220.000 ans.

Ces périodes répondent à des séquences de glaciations australes et sont sans doute séparées par des pluviaux majeurs.

---

(1) J Riquier — Latérite et latéritisation — *C R. 3e Congrès P.I.O S.A.* Tananarive 1957, section D

2, E-A. Bernard — Les climats d'insolation des latitudes tropicales au Quaternaire. — *Bull. Ac R. Sciences Coloniales*, n.s., V. 1959, p 343-364.

Source : MNHN, Paris

A ces displuviaux majeurs (formés parfois de plusieurs displuviaux élémentaires) succèdent trois derniers displuviaux d'intensité décroissante à :

208.000 ans;
94.100 ans;
47.500 ans

L'influence de ces displuviaux sur la flore et sur la faune africaines n'a pas été analysée jusqu'ici. A fortiori elle n'a pas été examinée dans la région malgache.

ZEUNER, appliquant la même hypothèse au Transvaal (qui a dû subir des fluctuations sensiblement semblables à celles de Madagascar, si sans doute plus brutales, puisque sans l'amortissement dû à l'influence marine) trouve une série de périodes d'aridité vers — 140.000; — 250.000; — 380.000 et - 520.000 ans. Il signale d'autre part que depuis dix mille ans, le Transvaal subit un assèchement continu qui se serait arrêté cependant au XIIIe siècle et diminuerait actuellement. Pour ces périodes récentes, l'influence de l'homme et la désertification anthropique ne permettent malheureusement pas de limiter l'étude paléoclimatique aux faits astronomiques

On n'a pas encore tenté de raccorder cette hypothèse et les données de la géographie physique à Madagascar.

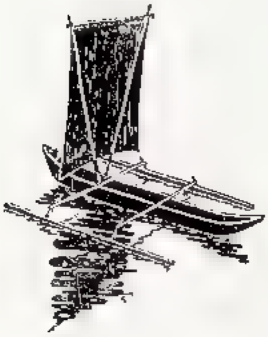
Dans ce qui précède nous n'avons pas envisagé de changements sensibles du régime des vents. Les modifications suggérées à BATTISTINI par l'orientation de certaines dunes du Sud de Madagascar ne permettent pas en effet d'affirmer l'existence de véritables modifications de direction des vents dominants

Selon LAMB cependant, les alizés auraient montré d'appréciables variations en latitude. Ces variations auraient pu entraîner des transformations dans la facilité des transports passifs.

Les observations de BATTISTINI (1960) dans la région de Nosy Be, mettant en évidence des queues de sable fossiles, à orientation différente de l'orientation actuelle, amènent à postuler des changements de direction de la houle dominante et appuieraient l'opinion de LAMB. Mais, même si d'appréciables changements ont pu se produire dans la direction des vents dominants, certains faits semblent indiquer que la répartition des divers climats dans l'île est demeurée très constante.

Source : MNHN, Paris

C'est ainsi que, selon BATTISTINI, *in litt.*, l'ancienneté de la coupure climatique de Ranopiso, entre Sud et Est, est attestée par les caractères d'un dépôt de grès formant une bande continue de l'Androy jusqu'à Fort-Dauphin. Ce dépôt, en effet, formé de grès calcaires dans l'Androy, devient ferrugineux (indice de climat humide) à l'est de Ranopiso.



Source : MNHN, Paris

DEUXIEME PARTIE

ETAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LA FAUNE DE MADAGASCAR

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

En l'absence de tout document malgache écrit, l'histoire de la zoologie malgache est parallèle à celle des relations entre Madagascar et le monde extérieur.

Quatre groupes de dates ont dans cette histoire une particulière importance.

Avant l'arrivée des Européens, les scientifiques de la cour des Mogols et les navigateurs arabes connaissaient certains animaux des Mascareignes et de Madagascar, comme en témoignent des miniatures mogoles remarquables de la bibliothèque de l'Institut d'Orientalisme de Léningrad Mais aucun ouvrage précis n'a été retrouvé et ces documents n'ont pas encore été exploités complètement.

Au dix-septième siècle les travaux de FLACOURT et de CAUCHE, où seuls les Vertébrés sont étudiés, posent avec précision nos connaissances sur la faune réelle de la Grande Ile et ébauchent un corpus de sa faune mythique

Après eux, pendant près d'un siècle, les documents nouveaux sur la faune malgache sont très rares et se limitent toujours à peu près aux Vertébrés.

Puis, au début du XIXe siècle, l'effort de quelques naturalistes collecteurs, parmi lesquels on peut citer GOUDOT (1) et le capitaine SGANZIN, commandant de Sainte-Marie, fait progresser d'un seul coup nos connaissances et sert de base à quelques travaux importants. Dans les années qui suivent, les collections de

(1) Que sa passion pour les animaux fit surnommer Rabiby par les Malgaches et qui disparut de façon assez mystérieuse

Source : MNHN, Paris

HILDEBRANDT (naturaliste autrichien enterré à Tananarive), des missionnaires anglais, du Dr VINSON au cours du voyage historique de la mission Desprez à l'occasion du couronnement de Radama II, de COQUEREL, chirurgien de la Marine, apportent de précieux documents, malheureusement en général dispersés aussi bien dans les Musées que dans la littérature.

A partir du milieu du siècle, avec les prospections d'Alfred GRANDIDIER, avec l'élan que cet explorateur donne à la curiosité d'une pléiade d'observateurs et de collecteurs, c'est l'époque de l'ambitieuse *Histoire physique, politique et naturelle de Madagascar* Œuvre malheureusement inachevée, mais qui, poursuivie grâce au dévouement modèle de G. GRANDIDIER, fait date pour les Lémuriens, les Oiseaux, certains groupes de Reptiles, de Poissons, de Mollusques, les Hyménoptères, les Dictyoptères, les Lépidoptères Rhopalocères et les Coleoptères. A la même époque les premiers missionnaires de la L.M.S. adressent de précieuses collections à Londres.

Après GRANDIDIER, les officiers, les administrateurs et les médecins des troupes coloniales (SICARD, DECORSE, BASTARD et combien d'autres), l'explorateur allemand VŒLTZKOW, le Russe TSCHITSCHÉRINE, les commerçants allemands FREY et SIKORA, le mammalogiste anglais FORSYTH MAJOR, le botaniste PERRIER DE LA BATHIE apportent jusqu'en 1914 une moisson de faits, toujours dispersés, mais fort importants.

Entre les deux guerres, un groupe d'entomologistes extrêmement actifs, OLSOUFIEFF, VADON, CATALA, SEYRIG, LAMBERTON, récoltent, envoient en Europe ou étudient les Coléoptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères. Les matériaux récoltés sont si abondants que l'on peut croire un moment la faune locale bien connue et que plusieurs auteurs n'hésitent pas à publier des études qu'ils considèrent comme sensiblement complètes (sur les *Sphecidæ*, les *Mutillidæ*, les *Ichneumonidæ* et les Coléoptères Carabiques entre autres).

A la même époque, les missions PETIT amassent de précieux documents sur les Vertébrés et sur la faune littorale; la mission franco-anglo-américaine dresse un tableau à peu près définitif de la faune aviaire.

Enfin, la création depuis 1947 de l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar vient donner une nouvelle impulsion aux recherches zoologiques. Dans tous les groupes, de nouvelles formes sont découvertes et, dans la plupart des Ordres, la connaissance de la faune est profondément renouvelée. Un effort organisé de recherches s'appuie alors sur de très nombreux concours extérieurs, condition absolue d'efficacité et de continuité. Ses conclusions ne

Source : MNHN, Paris

peuvent être que provisoires. Cependant leur homogénéité, et le fait que les travaux récents les renforcent sans cesse, semblent leur donner un très grand poids.

Quelques chiffres peuvent éclairer ce préambule.

Dans l'*Encyclopédie méthodique*, en 1790, OLIVIER cite vingt et une espèces de Coléoptères malgaches, rapportées par les navigateurs qui allaient aux Indes et aux Mascareignes.

De 1790 à 1830, quatorze autres espèces sont décrites de la région.

En 1833, se basant sur les récoltes de GOUDOT reçues à Berlin, KLUG énumère deux cent douze espèces, dont cent quatre-vingt-une inédites.

En 1900, ALLUAUD fait figurer (dans le volume *Coléoptères* de l'Histoire de GRANDIDIER) quatre mille six cent vingt-sept espèces.

Il nous est impossible de donner un chiffre précis aujourd'hui; cependant nous pouvons évaluer à neuf mille cinq cents le nombre de Coléoptères malgaches reconnus en 1959. Ce chiffre est proportionnel à ce que nous savons de certains groupes étudiés récemment (1). Ainsi ALLUAUD énumérait quatre cent cinq espèces de Carabiques et en 1952 on était passé à mille quatre-vingt-dix-sept.

Des progrès au moins comparables ont été obtenus dans la plupart des Ordres. Parfois ils ont été proportionnellement encore plus sensibles.

D'autre part, trois chiffres donneront une idée des progrès réalisés de 1947 à 1960 :

	1947	1960
Aleurodes	2 espèces anthropophiles banales.	67 espèces dont 65 endémiques
Cochenilles	21 espèces, en majorité anthropophiles banales.	204 espèces dont près de moitié sont endémiques.
Tipulides	26 espèces.....	200 espèces.

(1) Il demeure très sensiblement inférieur au chiffre réel de la faune, même en faisant la part des inévitables synonymes. Certains des groupes les plus importants : Curculionides, Chrysomélides, Staphylinides recèlent encore des centaines, voire des milliers, d'espèces inédites.

Source : MNHN, Paris

Dans le même temps une série d'Ordres étaient découverts à Madagascar : Amblypyges, Uropyges, Palpigrades, Pauropodes, Symphiles, Protoures, Plécoptères, Zoraptères, Strepsiptères, Syncarides

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

PROBLEMES METHODOLOGIQUES

Lorsqu'il entreprend une étude générale sur la faune d'un pays européen, l'auteur dispose d'une somme considérable de documents écrits, de documents inédits et de matériaux, rassemblés au cours des deux derniers siècles; chaque localité de la région étudiée a, périodiquement, été revue par des spécialistes différents. L'examen de la faune de ces pays prend alors le caractère d'un travail d'exégèse et d'analyse de documents, et ne diffère guère de l'édition critique d'un auteur ancien. C'est une œuvre d'érudition et de sens critique portant essentiellement sur le mort. Y sont applicables les méthodes classiques de la recherche bibliographique et de la critique.

Toute autre est la tâche en pays tropical. Là, ni recul dans le temps, ni abondante documentation.

La préparation d'un travail de zoogéographie suppose alors :

— La mise en route de chasses systématiques dans tous les milieux biologiques;

— Le choix des stations typiques et leur étude prolongée;

— La création de collections importantes.

Ce n'est que lorsque la connaissance de la faune sera sensiblement complète que l'élaboration de travaux proprement biogéographiques pourra être envisagée.

Les chasses systématiques, pour avoir une signification, doivent porter sur tous les groupes zoologiques, supposent la connaissance des méthodes les plus diverses et éventuellement la mise au point de techniques nouvelles aucun milieu ne peut être négligé. Bien souvent la récolte se complète par l'élevage De même les chasses doivent se faire en toutes saisons.

La valeur des faits ainsi réunis dépend d'un complexe de causes difficiles à évaluer, à séparer. Un constant équilibre est à maintenir entre le connu et l'inconnu, le certain et le probable, voire le

Source : MNHN, Paris

possible Une expérience personnelle de chacun des points d'application des chercheurs qui vous ont précédé dans ce champ de recherches est très souhaitable. La conscience constante du caractère temporaire des résultats acquis doit aussi être conservée.

L'une des tâches les plus difficiles est celle qui consiste à tenir compte à la fois du *fonds de faune* (l'impression que l'on peut dégager de l'examen d'une récolte rapide et générale des formes les plus répandues — dites pour cela principales) et des *faunes spéciales* dont l'étude suppose l'application de méthodes particulières de recherche, et qui n'ont pas été également recherchées dans toute l'aire qu'elles peuvent occuper.

Il convient donc de définir d'abord les méthodes d'investigation employées.

Dans le cas de la région malgache, en dehors des collectes générales, nous avons constamment fait appel à quatre méthodes plus particulières :

La chasse de nuit à la lampe à vapeurs de mercure et à la lumière noire L'emploi d'un groupe électrogène portatif, de pièges et d'une batterie de lampes, commencé à l'I.R.S.M. par P. VIETTE (1954-1955), a été complètement mis au point par P. GRIVEAUD depuis 1956;

— Les lavages de terre, selon une technique perfectionnée par J. VADON, puis par R. PAULIAN (1956) (1); l'étude des faunes cavernicoles;

— La collecte de la faune phréatique et de la faune des mousses, selon la technique classique de CHAPPUIS;

L'élevage à partir des galles, des mines, des fleurs ou des fruits, et à partir des Insectes parasités.

Les documents une fois rassemblés et étudiés, on se trouve devant un ensemble d'espèces présentes, et l'on constate des absences.

Les présences doivent être analysées de près; même une fois admise l'exactitude de l'identification (et l'on sait combien peu d'identifications spécifiques sont, chez les Arthropodes, définitives et indiscutables), il est nécessaire de s'assurer qu'il s'agit bien

(1) Les lavages de terre sont plus efficaces que l'application des méthodes à sec dérivées de celles de Berlese pour la récupération des Insectes à téguments durs, et en particulier des Coléoptères. En revanche le Berlese permet une bien meilleure récupération des Acariens et, semble-t-il, des Collemboles. A Madagascar, nous avons appliqué les deux méthodes parallèlement, et avons aussi, suivant COIFFAIT, utilisé le Berlese pour l'épuisement du produit des lavages. Les Oribatides en cours d'étude chez le Dr J. BALOGH de Budapest, et dont l'originalité est remarquable, ont en général été obtenus au Berlese.

Source : MNHN, Paris

d'une espèce indigène. Les critères sont très subjectifs et demandent à être examinés avec soin; ils supposent connus les courants d'échanges commerciaux et leur nature, les habitudes anciennes des habitants et des voyageurs, les faits historiques anciens. La distribution de certains Ixodides malgaches est ainsi due à un acte humain volontaire, les Sakalava les distribuant dans les zones occupées par les Merina pour leur inoculer des fièvres récurrentes.

Parfois l'emploi de l'onomastique est nécessaire pour élucider l'origine première d'espèces en apparence sauvages.

Un bon exemple de l'usage de la linguistique nous est donné à Madagascar même par une série d'animaux et de plantes dont DAHL a établi que les noms sont d'origine bantoue et contrastent avec le fond malais de la langue. Bien qu'indigénisés, ces organismes ont dû initialement être introduits et faire partie du cycle cultural d'une ancienne vague humaine d'origine bantoue. Ou au moins, si l'on suit DESCHAMPS, d'une vague indonésienne ayant touché l'Afrique Orientale quelque temps avant de prolonger son trajet jusqu'à Madagascar, et ayant pu de ce fait assimiler certains éléments du continent africain

Si les présences sont à analyser de près, les absences doivent être scrutées avec encore plus de soin. Il faut en effet, tout d'abord, établir de façon au moins vraisemblable que l'espèce considérée est bien absente de la région; puis vérifier qu'aucun facteur climatique, écologique, voire historique (et l'on pense aux changements dans les méthodes culturales, aux campagnes de désinsectisation qui ont supprimé certaines espèces), ne peut rendre compte de cette absence. Enfin s'assurer de la présence des formes en cause dans les régions les plus voisines de la dition

Il est bien entendu impossible d'appliquer cette double analyse à toutes les espèces d'une région. On en vient tout naturellement alors, soit à écarter toutes les formes à distribution un peu exceptionnelle et à rejoindre en somme les statisticiens, soit, au contraire, à accorder à celles-ci une particulière valeur explicative. C'est là notre propre point de vue et nous pensons que les espèces à distribution «imparfaite» fournissent des jalons permettant de trouver l'origine des aires «stabilisées» de la majorité des espèces.

Encore faut-il ne jamais oublier, dans l'analyse de chaque cas particulier, que la représentation graphique des faits ne remplace pas ceux-ci. Le complexe des causes éco-biologiques qui a permis chaque distribution spéciale doit être recherché d'abord et sous-tendre l'interprétation de cette distribution.

Source : MNHN, Paris

Nous dirions volontiers que nulle esquisse biogéographique n'est valable que lorsque son auteur a personnellement parcouru les régions dont il parle. Après tout, la compréhension par l'homme d'un climat, d'un pays, est un fait biologique aussi significatif que peut l'être la présence d'une espèce.

Source : MNHN, Paris

Planche IV. — *a* Cuvette lacustre sur les Hauts-Plateaux;
b. Un rapide sur une rivière des Hauts-Plateaux.
(Service Géologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LA FAUNE TERRESTRE

I. LES CARACTERES DOMINANTS DES PRINCIPAUX MILIEUX

La faune des eaux douces

On a souvent souligné la pauvreté de la faune dulcaquicole libre malgache; cette proposition n'est cependant que partiellement vraie. En effet des recherches récentes ont révélé la présence d'Hydres d'eau douce (1), de Bryozoaires et d'Eponges (2), inconnus jusqu'ici; la faune de Thécamœbiens, à peine étudiée, paraît banale mais riche; les Mollusques d'eau douce sont peu nombreux en espèces, en particulier les Lamellibranches, mais sont bien représentés quand même; les Crustacés Décapodes sont assez variés (Crabes, Caridines, *Astacoides* Huxley, Palæmonidés); les Insectes d'eau douce sont dans l'ensemble diversifiés : Coléoptères, Hémiptères, Diptères, quelques Plécoptères et Névroptères, quelques Lépidoptères [*Nymphula* Schrank et un grand Arctiide dont la chenille se développe dans les tiges d'*Hydrostachys* dans les torrents (3)], de nombreux Trichoptères et quelques Ephéméroptères; les Rotifères sont nombreux, bien qu'à peine étudiés; il y a abondance d'espèces de Batraciens et même quelques Lézards du genre *Scelotes* Fitz., des Tortues et un Crocodile; un Insectivore enfin (*Limnogale* F M.).

Par contre certains groupes semblent anormalement pauvres. C'est le cas des Isopodes, inconnus jusqu'ici en dehors du phréatique marin; des Amphipodes, connus pratiquement seulement par des formes humicoles, les quelques Amphipodes aquatiques (*Photis* Kroyer, *Grandidierella* Cout.) paraissant euryhalins; des Hydracariens, peu connus; des Planaires, à peine diversifiées, et des Poissons, fort peu variés.

Jusqu'ici les grands lacs n'ont pratiquement pas été étudiés, ou, du moins, seule la zone littorale en a été explorée. Peut-être ces milieux particuliers réserveraient-ils d'intéressantes surprises à une exploration méthodique.

(1) R. Paulian, observations inédites.
(2) Dr Starmühlner, observations inédites.
(3) H. Bertrand, *in litt.*, a récolté au moins quatre espèces de chenilles aquatiques différant par la forme des branchies. L'une d'elles vivrait dans un fourreau mobile.

Source : MNHN, Paris

Les grands fleuves, aux eaux presque toujours chargées d'argile colloïdale et sujets à des crues violentes, ont été peu étudiés; leur faune paraît pauvre et peu spécialisée.

Les suintements et les ruissellements sur rochers, tantôt à végétation de mousses humides, tantôt formant de vraies tourbières sur rochers, abritent des Copépodes Harpacticides intéressants, bien que peu variés, mais n'ont pas la riche faune d'Insectes spéciaux des mousses d'Europe ou des tourbières sur rochers d'Afrique tropicale; on y trouve cependant des Saldides, des Carabiques, le genre *Limnichus* Latr., etc.

Les petites collections d'eau peu profondes (rizières et marais des plateaux, *matsabory* de l'Ouest) ont une faune relativement riche, surtout en Coléoptères et Hémiptères. Ce peuplement est particulièrement riche pour les collections très superficielles, sur sable, de l'Ouest.

Les rivières à cours rapide et à eau claire, qui représentent le type d'habitat aquatique le plus commun à Madagascar, au moins dans l'Est et le Centre, ont une faune riche et variée, surtout dans les zones rocheuses.

Deux milieux dulcaquicoles présentent à Madagascar un particulier intérêt :

d'une part, les cascades, qui abritent une très riche faune de Blépharocérides, de Simulides, de Trichoptères et quelques Ephéméroptères et Chironomides; la faune des faces rocheuses nues est beaucoup plus riche que celle des mousses. Citons, parmi ces formes hygropétriques, un *Noterini* sauteur que vient de découvrir H. Bertrand;

d'autre part, les phytotelmes. La faune des petites collections d'eau formées à la base des frondes de *Ravenala*, de Palmiers, ou des feuilles de *Typhonodorum lindleyanum*, de *Pandanus*, voir dans les nœuds de Bambous forestiers, est, dans la Grande Ile, d'une richesse exceptionnelle. Avec de nombreux hygrophiles elle contient de véritables aquatiques. Ceux-ci appartiennent en majorité à trois groupes distincts :

les *Helodidæ* (connus par des larves de très grande taille, peut-être du genre *Dæmon* Cast.);

les *Culicidæ* représentés par une trentaine d'espèces de *Ravenalites* Doucet, groupe endémique, et une série d'autres Culicides spéciaux;

les Batraciens, avec douze espèces, dont sept au moins paraissent strictement inféodées à ce biotope spécial et s'y développent.

Pour les Culicides comme pour les Batraciens, les diverses espèces sont souvent propres à différents phytotelmes.

Source : MNHN, Paris

Ainsi des sept Batraciens sténobies :

Platypelis pollicaris Boul., trouvé par nous dans les Bambous au Tsaratanàna;

Platypelis Milloti Guibé et *Cophyla phyllodactyla* Bœttg., trouvés par J. Millot dans les *Typhonodorum* de Nosy Be;

Plethodonthohyla notosticta Gunther, *Paracophyla tuberculata* Guibé, trouvés dans les *Ravenala*,

manquent dans les autres phytotelmes.

En revanche *Gephyromantis Methueni* Angel est connu des *Typhonodorum* et des *Pandanus* et *G. variabilis* Guibé des *Pandanus* et des *Ravenala*.

En ce qui concerne les *Ravenalites* Doucet, nous pouvons, avec GRJEBINE, dresser le tableau suivant :

Espèces	Plantes hôtes				Localités
	Ravenala	*Pandanus*	*Aroïdés*	*Nepenthes*	
Fwaltia (*R.*) *roubaudi* Doucet	+	+	+		De Maroantsetra à Tamatave, Sambirano, Comores.
F. (*R.*) *spinosus* Doucet	+	+			Périnet.
F. (*R.*) *s.* var *stellatus* Grjebine		+			Périnet.
F. (*R.*) *ramala* Grjebine		+			La Mandraka.
F. (*R.*) *r.* var. *lemurus* Grjebine		+			Fénérive.
F. (*R.*) *haddowi* Grjebine		+			Vohipeno.
F. (*R.*) *bernardi* Doucet	+				Périnet
F. (*R.*) *de Meilloni* Grjebine	+				Périnet
F. (*R.*) *brygooi* Grjebine	+				Manakara.
F. (*R.*) *levicastilloi* Grjebine		+			Manakara.
F. (*R.*) *longicornis* Grjebine		+			Moramanga
F. (*R.*) *gigas* Grjebine		+			Manakara, Vohipeno.
F. (*R.*) *doureti* Grjebine	+				Ivoloina.
F. (*R.*) *mattinglyi* Grjebine	+				Périnet
F. (*R.*) *pollucibilis* Grjebine	+			+	Fort-Dauphin.
F. (*R.*) *ieansotteri* Doucet	+				De Tampolo à Fort-Dauphin.
F. (*R.*) *beytouti* Doucet	+				De Vangaindrano à Fort-Dauphin.
F. (*R.*) *stoni* Grjebine	+				Manakara.
F. (*R.*) *vansomerenae* Grjebine	+				Nosy Be.
F. (*R.*) *marksae* Grjebine	+				De Manakara à Fort-Dauphin
F. (*R.*) *collessi* Grjebine	+				Manakara
F. (*R.*) *auratus* Doucet	+				Périnet
F. (*R.*) *milloti* Grjebine		+	+		Ankazoabo, Sakaraha, Fort-Dauphin.

Source : MNHN, Paris

Il en ressort très nettement que la majorité des espèces sont sténobies, inféodées à une seule plante hôte et une seule localité, et qu'en une localité plusieurs espèces coexistent dans la même plante. Quelques espèces cependant s'observent dans plusieurs types de phytotelmes, le cas extrême étant donné par *Ficalbia (R.) jeansottei* Doucet qui vit dans les Ravenales et les urnes à liquide protéolytique des *Nepenthes* Quelques espèces sont assez largement répandues au long de la côte Est; une seule espèce, eurybie, déborde sur le Sambirano et les Comores.

Fig. 40 — *Tabula depressissima* Fleut, Elateride vivant à l'aisselle des feuilles de *Ravenala* Noter l'aplatissement du corps en vue latérale

Tout se passe comme si les *Ravenalites* Doucet étaient capables de pénétrer pour pondre dans des habitats aberrants et que leurs larves pouvaient supporter une gamme assez étendue de types de collections d'eau.

A ces formes habituelles, s'ajoutent des Hydrophilides, des Hydrænides, des Dytiscides, des Nitidulides, plus rares, des larves de Syrphides : *Mesembrina excavata* Hull, et un Trichoptère.

Si les Batraciens adultes ne montrent pas d'adaptations particulières, il n'en va pas de même des larves et, pour les Culicides, des nymphes.

Citons comme traits essentiels (1) :

l'aplatissement de certains têtards (*Platypelis* Boul., *Plethodontohyla* Boul., *Gephyromantis* Meth. et des larves d'Hélodides.

(1) Une étude très détaillée de notre collaborateur A. Grejbine, sur les Moustiques des phytotelmes, est en cours de publication, et nous ne voulons pas déflorer son travail.

Source : MNHN, Paris

Cet aplatissement se retrouve chez les larves et les imagos de formes simplement hygrophiles vivant également à l'aisselle des feuilles de *Ravenala* ou de *Pandanus* (*Auchenomus* Karsch et *Kleiduchus* Burr des Dermaptères, *Tabula* Fleut (fig. 40) des Elatérides);

Fig. 41. — Nymphe de *Ficalbia* (*Ravenalites*) *levicastillai* Grjebine, à longs cornets respiratoires

— le développement de cornets respiratoires démesurément longs chez les nymphes de certains Culicides (fig. 41);

— la réduction de la chétotaxie des larves.

Ce dernier caractère est particulièrement accentué chez certaines larves de Culicides (*Uranotænia* Arrib.) vivant dans les urnes de *Nepenthes* autour de Fort-Dauphin, mais d'autres larves du même

Source : MNHN, Paris

genre, partageant cet habitat, sont au contraire très fortement épineuses.

Les urnes de Nepenthacées hébergent un Acarien : *Creutzeria tobaica* Oudemans, des larves de Chloropides et de Culicides. *Uranotænia belkini* Grjebine et *bosseri* Grjebine, et sont fréquentées en outre par des Hélodides.

Les *Uranotænia* Arrib des *Nepenthes* malgaches montrent une étroite convergence avec ceux des *Nepenthes* des Séchelles. Mais nous savons que les *Nepenthes*, distribués autour de l'océan Indien (fig. 43), sont à Madagascar des plantes strictement littorales et certainement d'introduction accidentelle. L'analogie entre les espèces d'*Uranotænia* Arrib utilisant ce biotope et en particulier la réduction de la chétotaxie — doit donc tenir à une influence directe du milieu s'exerçant, peut être, sur des lignées spéciales.

Fig. 42. — *Gromphadorrhina lævigata* Sauss. et Zehntn.

Certains phytotelmes sont de dimensions très exiguës et la collection d'eau y est presque virtuelle, maintenant tout au plus un très haut degré d'humidité. C'est le cas des phytotelmes de *Dracæna*. Ceux observés dans l'Antsingy, au nord-est de Maintirano, nous ont fourni une faune constante assez complexe comprenant un Syrphide (représenté dans chaque groupe de feuilles par une seule larve), les larves de plusieurs Muscides, d'un *Tineoidea* porte-fourreau, des Hétéroptères, des Psoques, des Oribates, des Corylophides et une Cochenille.

L'abri des feuilles est exploité aussi, dans l'espace aérien humide et non plus dans l'eau, en particulier, par des Blattes (les *Gromphadorrhina* Brunn. fig. 42) utilisent les amas de feuilles sèches encore fixées au stipe des Aloès arborescents; d'autres se

Source : MNHN, Paris

cachent entre les feuilles vivantes des Monocotylédones) et par des Gryllacrides variés. Plusieurs espèces en sont inféodées de façon constante aux *Pandanus*, aux Palmiers, aux Aloès, etc.

Un Pentatomide : *Acoloba lanceolata* F. est également lié à l'espace ménagé entre les feuilles de *Pandanus*, il est remplacé à Fort-Dauphin par un Réduvide, *Epirodera ? annulipes* Sign.; on y trouve aussi un Pseudoscorpion, etc.

Fig. 43. — Carte de distribution des *Nepenthes* (le genre est également connu de Nouvelle-Calédonie)

Dans les *Pandanus* étudiés à la Montagne d'Ambre, en décembre, à côté de formes aquatiques (larves d'Hélodides, *Parhydræna* Balf. Br., larves de Chironomides et de Syrphides), nous avons noté la présence d'une très riche faune hygrophile : Psélaphide, Scydménide, Hopliine, Trichoptérygien, Staphylinides (quatre espèces, dont un Osorien), Collemboles, Hénicocéphalide, larves de Stratiomyide.

Ainsi s'établit la transition aux sols suspendus étudiés par Paulian et Delamare en Côte-d'Ivoire et retrouvés à Madagascar. L'analyse de sols suspendus (dans la couronne d'un *Asplenium*

Source : MNHN, Paris

épiphyte de la région de Maroantsetra nous a montré qu'ils étaient constitués presque uniquement de débris organiques, mais que des grains de quartz leur conféraient une origine mixte. Leur faune, riche et variée, n'a pas été systématiquement analysée à Madagascar, ses constituants paraissent typiquement terricoles et forestiers, avec cependant une particulière abondance de Blattides qui fréquentent toutes les végétations épiphytes.

La faune des eaux saumâtres

Le domaine des eaux saumâtres présente plusieurs traits méritant d'être relevés.

Distinguons tout d'abord la faune ripicole des eaux saumâtres : Carabiques, Staphylins, Hémiptères *Saldidæ*, qui appartiennent à des groupes à très vaste distribution, en général plus vaste encore que celle des formes ripicoles d'eaux douces.

Les eaux à salure variable (avens du plateau mahafaly par exemple) ont une faune relativement pauvre, sans commune mesure avec celle des eaux saumâtres européennes. La seule exception paraît être le lac Ihotry, nappe à niveau extrêmement variable, passant d'une salure extrême à une dessalure à peu près totale, en fonction des saisons et du régime des pluies. Cette faune a été l'objet de récoltes qui n'ont révélé aucune forme spéciale, mais seulement des espèces banales à vaste distribution, remarquables, localement, par leur extraordinaire abondance. Celle-ci est sans doute en rapport avec les variations de surface qui transforment du tout au tout le lac selon la sécheresse ou les pluies. Le vaste espace sur lequel, aux hautes eaux, le lac Ihotry s'étend sur une très faible profondeur, constitue un milieu particulièrement riche en ressources alimentaires et de ce fait favorable à la faune aquatique.

Cette richesse n'a rien à voir avec le caractère saumâtre de l'eau, mais tient à la variation d'étendue du lac. On en retrouve des exemples dans la réserve naturelle de Namoroka où tel lac de grotte est transformé, en saison sèche, en une véritable purée de Caridines, tandis que les zones basses de la réserve, manifestement inondées en saison des pluies, sont, en saison sèche, littéralement tapissées de débris de coquilles mortes. La richesse de la faune de certaines mares très temporaires de la région de Morondava, en forêt, relève de la même explication. Elle nous confirme, sur un cas particulier, l'opposition classique entre la richesse moyenne constante du plankton ou de la faune du sol sur toute l'année en région tropicale et les phases de pullulation de ces mêmes éléments en région tempérée. L'intervention d'un facteur saisonnier aboutit

Source : MNHN, Paris

à créer des réserves de matière organique disponibles et à provoquer de ce fait des pullulations momentanées, utilisant très rapidement ces réserves

La très vaste étendue d'eau saumâtre (la salinité y est due au sulfate de chaux et non au chlorure de sodium) du lac Tsimanampetsotsa, avec ses 1.500 hectares, montre un exemple éclatant de localisation écologique.

En effet, en marge de la zone saumâtre, sur la rive Est, le long de la falaise limitant le plateau mahafaly, de place en place, des résurgences d'eau douce créent de petites nappes d'eau parfaitement dessalée, à végétation banale de Fougères, de Joncs et d'Algues. Ces nappes abritent une faune dulcaquicole banale mais très dense où, en particulier, les larves d'Odonates abondent, qui s'arrête brusquement à la zone de contact entre les eaux blanchâtres et salées du lac et les eaux limpides et douces.

L'étendue de ces enclaves varie naturellement avec la saison, mais elle est toujours très faible, ce qui ne diminue pas leur richesse.

L'eau même du lac présente, selon BESAIRIE, les caractères suivants, caractères qui n'ont bien entendu qu'une valeur d'échantillonnage et varient avec la saison, et avec les années, en fonction du régime des précipitations.

	par litre
Fer et alumine	traces
Chaux	15.660
Magnésie	3.024
Acide sulfurique	14.418
Acide phosphorique	0.181
Phosphate tricalcique	0.414
Chlore	2.154
Chlorure de sodium	3.528
Acide carbonique	7.800
Insoluble	5.400

Cette composition, et en particulier la richesse en sulfates, isole totalement les eaux du Tsimanampetsotsa des eaux saumâtres de la région.

Sa faune est du reste très particulière dans la partie salée, comprenant entre autres un Tanaidacé, qui se retrouve dans l'aven voisin de Mitoho.

Au long de la côte Est, une vaste zone de lagunes, séparée de la mer par un cordon dunaire plus ou moins interrompu par l'embouchure des fleuves, constitue le système des Pangalanes. Ce système se prolonge au nord de Tamatave et dans l'extrême-sud

Source : MNHN, Paris

de l'Ile par des marais d'eau douce à *Pandanus* et *Nepenthes*. Dans la zone des Pangalanes proprement dite, l'eau lagunaire est à salure variable, mais toujours faible et sans action sensible sur la faune ou sur la flore. Ces lagunes ont un peu les caractéristiques de la lagune Ebrié, avant l'ouverture du port d'Abidjan. Comme elle, elles sont couvertes d'*Eichhornia* et de *Pistia* flottantes. Elles établissent une transition parfaite entre l'eau douce et la mer.

La faune cavernicole

Madagascar présente d'importantes cavités dans le calcaire, dans l'Ouest, dans toute la zone allant du plateau mahafaly, au Sud, jusqu'à l'Ankarana et à la Montagne des Français, au Nord; les massifs de cipolin du centre montrent des avens; les grès de l'Isalo sont creusés de cavités peu étendues, les laves de la Montagne d'Ambre ont, au cœur des coulées, de vastes cavités de refroidissement, enfin dans le massif ancien, abris sous roche et amoncellements de rochers ménageant des cavités ne sont pas rares (fig. 44).

Les grottes calcaires se présentent sous quatre aspects bien différents :

Dans la Montagne des Français, l'Ankarana, les *tsingy* de Namoroka et d'Antsalova, on a affaire à des massifs calcaires en relief sur la plaine, profondément redisséqués, et parfois réduits à des séries de «blocks» séparés par des couloirs d'érosion, qui peuvent être extrêmement amples. Dans l'Ankarana, ces reliefs sont percés par des rivières permanentes, à cours en partie souterrain. Chaque block à son tour est affouillé par les eaux et se creuse de cavités irrégulières, d'ampleur très variable, disposées dans certains cas en réseaux à mailles perpendiculaires suivant des diaclases. Ces cavités montrent, de façon en général peu apparente, les traces de plusieurs cycles d'érosion distincts, et parfois deux ou même trois étages très nets. Fort peu de ces cavités conservent de l'humidité; certaines d'entre elles comportent des salles à revêtement continu de calcite recristallisée, sans trace de terre, d'apports organiques extérieurs ou de racines; d'autres sont envahies par les racines des arbres du couvert forestier ou par des débris de toutes sortes apportés par les eaux. Elles sont souvent en partie au-dessous du niveau de la plaine qui est généralement inondable en saison des pluies.

Dans la région située au nord de Majunga, entre Mitsinjo et Soalala, et sur le plateau de la baie des Assassins, puis dans tout le pays mahafaly, la carapace calcaire est crevée d'avens communiquant avec des réseaux de cavités souterraines plus ou moins étendues, formant en général deux étages, dont l'inférieur peut être

Source : MNHN, Paris

occupé par des lacs ou parcouru par des cours d'eau. Parfois, comme à Mitoho, l'aven s'ouvre au bord de la falaise et la grotte paraît entailler celle-ci. Le fond de ces grottes est toujours chargé

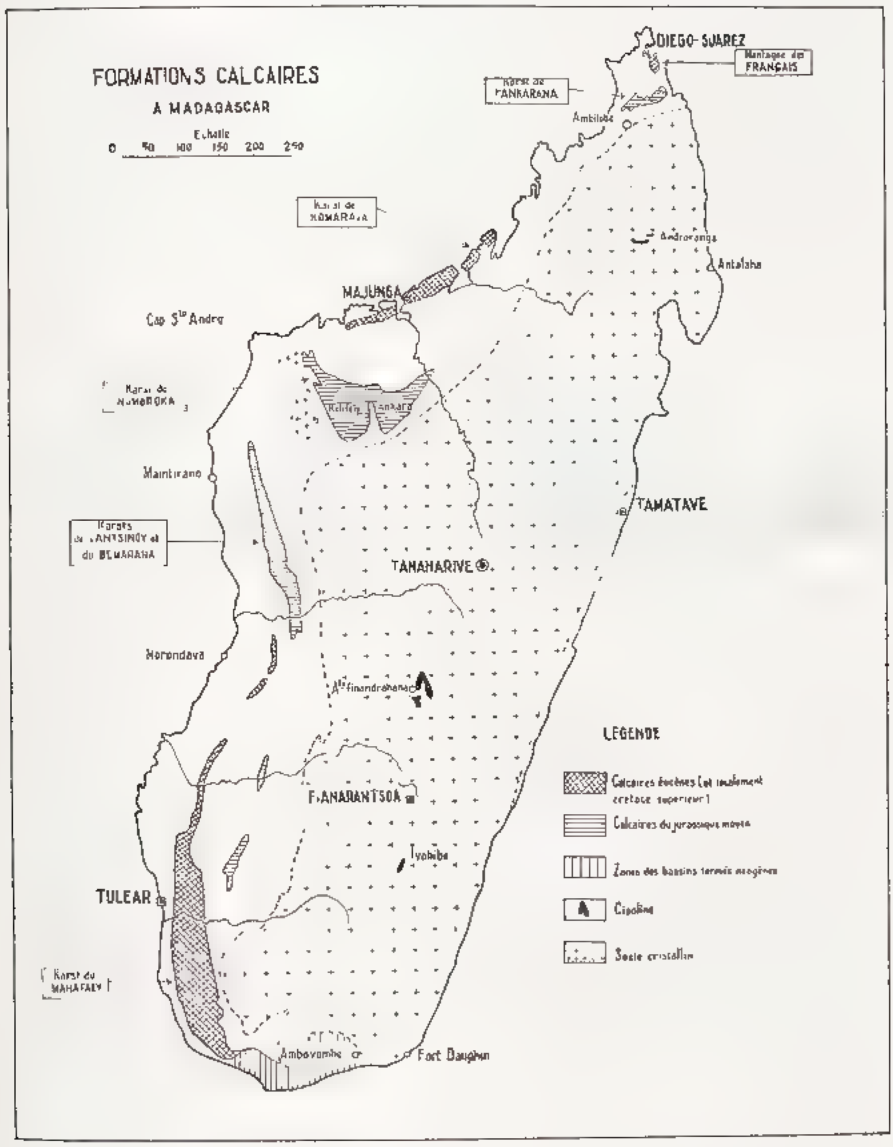


Fig 44. Carte des formations calcaires à cavites, de Madagascar, d'après J. de SAINT-OURS

d'argile, de limon, de débris organiques de toutes sortes Comme les grottes du premier type, elles sont souvent inondées en saison des pluies, et les niveaux atteints par l'eau en crue sont très visibles.

Source : MNHN, Paris

Dans les gorges de l'Onilahy, du Fiherenana, de la Manombo, du Manambolo, des grottes, anciens débouchés des réseaux de drainage du plateau calcaire, s'ouvrent à différents niveaux. Là aussi on peut reconnaître, dans les grottes les plus importantes, comme celles de Bekopaka, deux étages superposés très nets. Sur la rive gauche de l'Onilahy, ces grottes sont distribuées selon trois niveaux, les deux supérieurs dépassant à peine le stade d'abri sous roche, le troisième représenté par une très vaste cavité qui s'ouvre au niveau des hautes eaux actuelles du fleuve.

Enfin dans les calcaires cipolins de l'Itremo on a signalé, mais nous n'avons pas eu l'occasion de les visiter, des puits d'effondrement, très profonds, sans réseau de cavités correspondant.

En dehors des grottes aisément accessibles et bien apparentes, il existe en de nombreux points de l'Ouest des nappes souterraines,

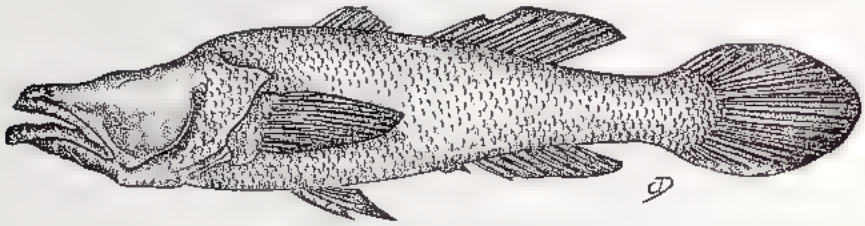


Fig 45 *Typhleotris pauliani* Arnoult, d'après Arnoult

parfois repérables par une source (c'est le cas d'une station de l'Antsingy de Bekopaka qui nous a fourni, dans une très petite source fraîche, une série d'une Caridine microphtalme spécialisée *Parisia edentata* Holth. connue uniquement de cette station). Les très nombreuses dépressions circulaires qui ponctuent la plaine calcaire de l'Ouest, et surtout du Sud-Ouest, répondent peut-être aussi à des zones d'infiltration et de dissolution spécialisées et à des réseaux de cavités souterraines. On retrouve des résurgences en bordure de la côte Sud, dans la zone de balancement des marées.

Les systèmes de grottes ont été étudiés par R. Decary, J. Millot et moi-même, et s'ils sont encore mal connus, du moins leur faune commence-t-elle à se dessiner.

On peut y reconnaître :

a. *Une faune aquatique.* Celle-ci est fort originale et présente un Isopode Cirolanide *Anopsilana poissoni* Paul. et Delam.; des Copépodes des genres *Bryocyclops* Kiefer, *Anadiaptomus* Brehm; un Ostracode indéterminé d'Andranoboka; des Caridines des genres *Parisia* Holth. et *Typhlopatsa* Holt.; enfin deux Poissons du genre *Typhleotris* Petit (fig. 45), remarquables par leur présence

Source : MNHN, Paris

dans des grottes séparées par les profondes coupures de l'Onilahy et du Fiherenana. Décrit en effet de Mitoho au bord nord-ouest du plateau mahafaly, retrouvé dans les puits du plateau, et, par de SAINT-OURS, vers le Sud, jusqu'à Itampolo, nous avons repris le genre en nombre dans les lacs souterrains de la baie des Assassins, bien au nord des premières localités, mais sous une autre espèce.

Une Planaire dépigmentée a été observée à Andranoboka

A cette faune aquatique, on peut rattacher des Insectes de groupes normalement lucicoles mais qui ont colonisé des lacs souterrains dans des régions désertiques, tels *Microvelia lakatomivolæ* Poisson et un Helmide de la baie des Assassins;

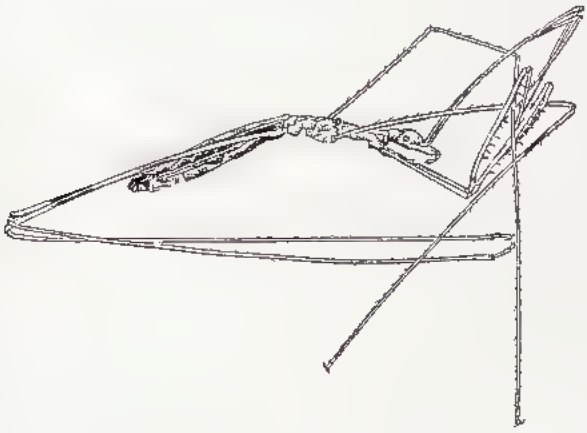


Fig 46. Un Emésine cavernicole de l'Antsingy

b. *Une faune terrestre.* Celle-ci est plus mal connue que la faune aquatique, en partie parce que plus riche.

Elle comprend un certain nombre d'Arachnides :

Un Scorpion : *Babycurus gracilis* Fage;

Deux Amblypyges, sans doute tous deux au plus troglophiles;

Des Aranéides, en particulier des Pholcides et une *Archæa* encore inédite;

Des Opilionides : *Biantes milloti* Fage et *Hovabiantes pauliani* Lawrence, d'Andranoboka; *Fageibantes bicornis* (Fage) de l'Ankarana; *Decarynella gracillipes* Fage, de Namoroka; *Millomontia brevispina* Lawrence et *Ivohibea cavernicola* Lawrence, d'Ivohibe Ces dernières peuvent être simplement troglophiles;

Des Pseudoscorpions : *Paracheiridium decaryi* Vachon;

Un Tartaride d'Andranoboka;

Un Acarien : *Anomalothrombidium madagascariense* Marc André;

Source : MNHN, Paris

Des Isopodes, encore non étudiés;

Des Réduvides : *Berlandina decaryi* Villiers, *Gardenoides speluncarius* Paulian, *Millotina pauliani* Villiers, *Paulianocoris speluncarum* Villiers, et plusieurs espèces inédites dans les récoltes de J. Millot et les nôtres (fig. 46 ;

Un Homoptère : *Typhlobrixia namorokensis* Synave, seul Homoptère connu, au monde, dans ce milieu;

Des Gryllides : une série d'espèces du genre *Malgasia*,

Des Blattes : *Nocticola decaryi* Chop., *Typhloblattodes madecassus* Chop., *Euthyrrhapha nigra* Chop.;

Des Coléoptères : *Sphærocanthon myops* Lebis, *Camaldus troglophilus* Jeann

De nombreuses Chauves-Souris des genres *Myotis* Kaup, *Pipistrellus* Kaup, *Triænops* Dobson, *Otomops* Thomas et *Pteropus* Brisson, avec bien entendu leurs parasites.

Certes, la faune cavernicole dans son ensemble est encore mal connue; même les grottes les plus classiques, comme Andranoboka, peuvent réserver encore des surprises. Decary, Millot et moi-même y avons chassé et chacun de nous a rencontré des espèces qui avaient échappé aux deux autres.

Cependant, on peut, sans grand risque, indiquer que trois groupes terrestres sont plus particulièrement différenciés dans le domaine hypogée malgache : les Opilions, les Réduvides et le genre *Malgasia* Uv. des Gryllides. Ce dernier, seul, a été rencontré dans toutes les grottes de la dition, même les plus insignifiantes, qu'elles soient calcaires, gréseuses ou granitiques. S'il ne présente qu'une seule espèce pratiquement aveugle et depigmentée, *M. microphthalma* Chopard de l'Antsingy, les autres espèces n'en paraissent pas moins, en général, réellement troglobies.

Au point de vue écologique, les cavernicoles malgaches sont remarquables par la fréquence des carnassiers prédateurs (Emésines, Opilions) mais aussi par la présence de phytophages vrais, tels le *Typhlobrixia* Syn. La séparation entre troglobies et guanobies est très nette : les Gryllides du genre *Malgasia* Uv. ne paraissent pas rechercher les dépôts de guano, pas plus que les Emésines ou les Opilions (alors qu'à Maurice nous avons découvert avec J. Vinson un *Myrmecophila* Latr. inféodé au moins localement (1) — au guano d'Hirondelle).

(1) Dans le domaine de l'océan Indien les *Myrmecophila* Latr. sont anthropophiles et la spécialisation de l'espèce de Maurice peut n'être que secondaire

Source : MNHN, Paris

Les Emésines sont habituellement accrochés à la voûte des galeries.

Par contre, Pseudoscorpions, Réduvides, Blattes et Phorides grouillent parfois sur le guano des Micro et des Mégachiroptères, ces derniers étant, contrairement à DECARY, très souvent cavernicoles

La faune cavernicole malgache a tous les caractères de la faune cavernicole indo-africaine : développement des Emésines, des Blattes et des Grillons, des Pholcides. Elle a cependant en propre la présence d'un Scorpion et d'un Homoptère troglobies. Le *Sphærocanthon myops* Lebis constitue aussi un élément d'autant plus remarquable que les Scarabéides troglobies (ou troglophiles) d'Australie ne montrent pas d'adaptations comparables à la microphtalmie de l'espèce malgache et que les Scarabéides troglophiles africains (1) de même que les xénophiles du même groupe étudiés par JEANNEL et PAULIAN, et par PAULIAN et DELAMARE, ne montrent aucune adaptation morphologique apparente.

Schématiquement, on peut dire que la faune cavernicole terrestre malgache est nettement moins spécialisée que la faune cavernicole européenne, et cela malgré l'étendue du système de cavités dans le calcaire La faune aquatique montre de plus nettes adaptations à la vie cavernicole, mais, là encore, une richesse inférieure à celle de la faune européenne

Il existe une remarquable opposition entre la faune endogée, que nous allons examiner maintenant, très riche, très variée, poussant ses adaptations très loin, et la faune cavernicole. Cette opposition est particulièrement nette dans l'ordre des Coléoptères

A côté des troglobies il nous faut citer, parmi les troglophiles, les Batraciens du genre *Mantella* Boul., qui trouvent dans les grottes de l'Ouest — en particulier à Namoroka — un milieu favorable leur permettant de résister à la sécheresse de la saison fraîche et qui, largement répandus dans l'Est et le Sambirano, se localisent à ces entrées de grottes dans l'Ouest.

La faune endogée

En Europe, la faune endogée, c'est-à-dire la faune se développant dans la profondeur du sol ou sous les grosses pierres profondément enfoncées, constitue un ensemble très tranché, ayant en commun un complexe de caractères taxonomiques, biologiques et morphologiques. L'application de méthodes semi-industrielles de récolte, en particulier par COIFFAIT, a renouvelé ces dernières années nos

1) Nous avons signalé un *Pachnoda* Burm., guanobie, en Côte-d'Ivoire

Source : MNHN, Paris

connaissances sur cette faune, sans en modifier les caractéristiques fondamentales. En Amérique du Nord peut être sous l'influence des glaciations la faune endogée paraît pratiquement inexistante

En région tropicale, cette faune, découverte aussi par nous au Natal, n'a été étudiée qu'en Afrique Centrale et à Madagascar. Il est remarquable que ces recherches, poursuivies simultanément mais de façon parfaitement indépendante et avec des moyens différents, aient donné des résultats absolument inattendus par leur importance, mais comparables. Ils ont en effet, d'une part, révélé la présence d'une très riche faune d'endogées, aussi bien en basse altitude qu'en montagne, particulièrement abondante sous forêt, mais se retrouvant parfois sous prairie; d'autre part, montré que la séparation classique entre faune endogée et faune épigée était une vue de l'esprit tirée des seules données fournies par les climats tempérés. La faune endogée de Madagascar qui groupe un ensemble de formes aveugles et microptères ou aptères, en général dépigmentées, comprend aussi des formes oculées, parfois ailées et souvent normalement pigmentées. D'autre part, elle n'est pas localisée en profondeur. Dès les premiers centimètres de sol humique de forêt on observe des éléments typiquement endogées tels les *Anillini*, des Psélaphides aveugles, aptères et longipèdes, des Osoriens aveugles, voire des Xantholiniens dépigmentés, des Ténébrionides *Gnathidiini* aveugles et des Curculionides. Ces espèces coexistent avec tout un ensemble de formes humicoles : Hydrænides, Dipsocoridés, *Ortheziola* Sulc des Coccides, Symphiles, Pauropodes, Protoures, Microcoléoptères souvent oculés et ailés. Le mélange est total et les diverses espèces semblent réellement coexister sans qu'aucune barrière existe entre les formes aveugles et dépigmentées - qui devraient être souterraines — et les formes normales, tout au plus lucifuges

On est tenté d'oublier l'existence d'une faune endogée et de regrouper tous les éléments humicoles sous le seul vocable de «cryptiques» déjà employé dans ce sens par R.F. Lawrence (1).

Mais l'existence même d'un grand nombre de formes adaptées à la vie souterraine, l'extraordinaire variété des groupes intéressés : Diptères Lycoriidés, Coléoptères Carabiques, Psélaphides, Scydménides, Hydrænides, Colydiidés, Staphylinides, Ténébrionides,

(1) En tous cas on ne peut conserver la classification des édaphobies telle que la propose Coiffait, en reconnaissant à ces organismes un ensemble de traits communs : la cécité constante, la taille très réduite, la forme grêle et le raccourcissement des appendices. Aucun de ces caractères n'est applicable, même statistiquement, aux édaphobies tropicaux. Cela semble confirmer que les édaphobiontes tempérés n'ont pas même origine ou même histoire que les édaphobiontes tropicaux.

Source : MNHN, Paris

Planche V. — *a*. C rge de rivière et forêt sur la falaise orientale.
(Cliché Servi e Géologique de Madaga ,
. Cuvette de l'Andrin a, végétation oide et granits
érodés à 2.500 mè es
(Cliché R P.)

Source : MNHN, Paris

Curculionides, la coexistence fréquente, dans une même prise, de trois ou quatre espèces congénériques, l'intense spéciation, posent des problèmes nouveaux, insoupçonnés en Europe. Là, il a été admis que la faune endogée dérive de quelques lignées d'une faune épigée réfugiée, aux glaciaires, dans la profondeur du sol ou dans les grottes. Le parallélisme des faunes endogées et troglobies est considéré comme absolu.

Cette interprétation pourrait encore s'admettre pour les faunes tropicales endogées d'altitude celles que JEANNEL a découvertes sur l'Elgon, que LELEUP et BASILEWSKY ont mises en évidence sur la dorsale congolaise. Nos premières captures, sur l'Ankaratra, nos récoltes aux Drakensberg parlaient dans le même sens. Mais, très rapidement, nous avons retrouvé la faune endogée à Nosy Be, Nosy Komba, Nosy Mitsio, au niveau de la mer; VADON a, de son côté, révélé l'existence d'une très riche faune endogée près de Maroantsetra.

Impossible de considérer ces habitats intertropicaux, presque subéquatoriaux, de basse altitude, comme appartenant à des biotopes froids. Impossible aussi de penser que la faune endogée dériverait d'une faune épigée réfugiée sous terre à la suite de changements de climat : au Sambirano comme en baie d'Antongil, la vieille forêt primitive était stabilisée depuis le tertiaire au moins, elle n'a dû y subir aucune variation importante

Il est difficile de croire que ces sols forestiers, si peu épais en réalité, et où l'on trouve très vite l'argile latéritique stérile ou la roche mère, aient pu constituer un habitat à caractères physiques hautement spécialisés. L'inféodation à la forêt n'est au reste pas indispensable et les sols alpins de prairie de l'Ankaratra (col de Faratsiho), de l'Andringitra (plateau de Soahindrana) ou des Drakensberg, hébergent des endogées spéciaux; dans l'Andohahelo et au cirque Boby de l'Andringitra, les sols acides, parfois même inondables, à *Philippia* ou à Composées éricoïdes fournissent aussi un contingent d'endogées particuliers (1).

Nous savons il est vrai que certains de ces sols sont d'anciens sols forestiers, mais tel n'est pas le cas de la cuvette du cirque Boby où le climax doit être formé par les broussailles éricoïdes

(1) L'étude comparative des faunes endogées sous forêt primaire et sous *savoka* fera sans doute ressortir d'importantes différences qualitatives et quantitatives. On sait en effet (ERHART, 1926) que les plantes forestières sont ammoniacophiles et les plantes de *savoka* nitratophiles Cette opposition, qui répond à deux modes différents d'évolution de la matière végétale décomposée, suppose des différences profondes dans la physiologie de la microflore et permet d'attendre d'amples variations dans la mesofaune.

Source : MNHN, Paris

Se posent alors plusieurs problèmes :

a Quels sont les facteurs qui ont provoqué la formation d'espèces endogées ? Celles-ci ont bien des caractères de dégénérescence : aptérisme, cécité, dépigmentation, mais elles peuvent avoir des caractères progressifs : allongement extrême des appendices, organes glandulaires spéciaux. Il ne saurait donc s'agir seulement de formes dégénérées;

b La faune endogée est-elle propre à certains secteurs d'Afrique et de Madagascar, ou se retrouvera-t-elle dans d'autres régions tropicales telles l'hylea amazonienne ou la pluvisilva indomalaise ? Le problème est capital et mériterait de très prochaines études. Nous croyons pouvoir affirmer qu'à Madagascar cette faune se localise aux sols anciens, peu ou prou latéritisés, ou volcaniques même récents, et manque aux sols sur grès (Ankarafantsika) ou sur calcaires (Morondava). La raison pourrait en être physique et non géologique et tenir au déficit de saturation des régions sédimentaires et au plus faible pouvoir de rétention de l'eau des sols non ou faiblement argileux. VADON (*in litt.*) souligne qu'à Maroantsetra, si les sols sablonneux sont privés d'endogées, les sols argileux, *même secs*, peuvent en abriter. Dans la région de Nosy Be des sols volcaniques recèlent une riche faune endogée même à la fin de la saison sèche alors que ces sols paraissent parfaitement desséchés;

c. Quelles sont les conditions exceptionnelles qui permettent la spéciation intense de la faune endogée dans certaines localités précises ?

Il est séduisant de penser que les Osoriens ou les *Gnathidiini* dérivent de formes corticoles qui se sont adaptées à l'exploitation de l'humus terrestre ou souterrain. Mais ceci ne vaut pas pour les *Anillini*, groupe souterrain sur toute son aire de distribution, ou pour les *Reicheini* à habitat rigoureusement terrestre.

En tous cas, il semble bien que la faune endogée malgache soit formée de lignées en pleine expansion, nullement réfugiées mais colonisatrices. Leur richesse est d'autant plus remarquable que les sols exploités sont souvent très peu profonds et assez peu riches en matière organique. Il s'agit de formes jeunes et non de reliques. D'autre part des lignées très diverses sont affectées par l'endogéisme et l'on ne peut parler, sans abus de langage, de lignées endogées. A des degrés divers, bien entendu, de nombreuses lignées ont donné, par accident en somme, un ou plusieurs représentants endogées.

La faune endogée s'enrichit d'éléments qui cherchent dans le sol un abri temporaire, tels les Scolytides, mais aussi de formes

Source : MNHN, Paris

considérées comme aquatiques et qui paraissent pourtant parfaitement adaptées à la vie dans le sol : des *Hydrænidæ* à Périnet et à Ambohitantely, des *Georyssidæ* à Nosy Mitsio. Faut-il voir là une adaptation à l'humidité assez grande de ces sols en certaines saisons ?

Peut-être la richesse et la diversité occasionnelles de la faune du sol en région tropicale tiennent-elles à ce que les sols faunistiquement riches se classent parmi les sols que DOMMERGUES dit «biologiquement instables» Cette instabilité est en effet toujours un facteur de multiplication des types biologiques. On peut aussi supposer, avec FRANZ, que la plus grande variété de la mésofaune favorise une consommation plus économique des ressources énergétiques disponibles. L'équilibre entre mésofaune et microflore assure d'autre part une utilisation régulière et prolongée de la matière organique. La richesse de la mésofaune peut donc être considérée comme créant, par une sorte d'autocatalyse, les conditions les plus favorables à une diversification accrue. Le phénomène peut être d'autant plus important que les sols considérés ne sont pas, intrinsèquement, des sols riches.

Ceci nous amène à une conception opposée à celle d'ELTON pour qui la stabilité d'une biocénose est fonction directe de sa complexite Mais, en région tropicale, trop d'exemples viennent contredire l'idée d'ELTON et il n'est pas possible de la retenir.

Il convient aussi de souligner qu'à Madagascar la faune endogée est strictement localisée, jusqu'ici, à des sols acides. Y aurait-il un rapport entre la richesse des faunes endogées malgaches et la mauvaise fermentation humique, avec formation de substances pseudo-humiques instables que signalent KAUFMANN et BOQUEL pour les sols tropicaux acides (1).

La faune phréatique

La faune phréatique était insoupçonnée à Madagascar il y a quelques années. Nos recherches ont permis d'établir son existence et d'en reconnaître certains des traits principaux.

Mais les centaines de prises d'échantillons faites à ce jour n'ont pu être que très partiellement étudiées encore, car leur étude a dû être partagée entre de nombreux spécialistes, et les conclusions présentées ici seront donc tout à fait fragmentaires.

---

(1) J. KAUFMANN et G BOQUEL. — Influence du thermo et de l'hygropériodisme sur la formation de l'humus Incidence sur le problème de la conservation de l'humus dans les terres acides sous climat tropical. *C.R. Ac. Sciences Paris*, 250, 1960, p. 1314 1316.

Source : MNHN, Paris

On sait que, sous le nom de faune phréatique, on désigne l'ensemble des animaux vivant dans la nappe d'eau souterraine qui, en bordure de la mer, des cours d'eau ou des étangs (sur les berges ou au fond), mouille les sables.

Cette faune, qui montre de remarquables caractères d'adaptation biologiques et morphologiques étudiés en particulier par Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, est formée de représentants d'un certain nombre de groupes très spécialisés

A Madagascar, la faune phréatique d'eau douce a fourni des Copépodes Cyclopides remarquables par leur haut degré de spécialisation endémique (1), des Harpacticides, des Nématodes imparfaitement étudiés, des Ostracodes non encore étudiés, des Syncarides

La faune phréatique marine, dont, en étudiant des coupes hydrologiques de la mer à la lagune à travers le cordon littoral de Maroantsetra, j'ai pu établir qu'elle passait par transitions insensibles à la faune d'eau douce, comprend des Nématodes, des Annélides et une longue série de Crustacés : Copépodes Harpacticides, Cyclopides, Microcerbérides, Microparaselides, Syncarides. Beaucoup sont endémiques.

A la Réunion, les résurgences d'eau douce sous les plages ont donné également, avec des Copépodes et des Isopodes Anthurides, un genre spécial d'Amphipodes, *Psammonyphargus* Ruffo et une espèce indéterminée de *Bogidiella* Hertz.

Les recherches dans le même milieu à Maurice, à Rodriguez, à Tromelin n'ont rien donné, et aux Comores seulement un Harpacticide.

Il vaut de souligner que si certaines espèces de phréatiques marins ont une distribution très vaste, parfois même mondiale, d'autres sont endémiques L'endémisme des phréatiques d'eau douce est beaucoup plus accentué

Dans certains cas, en particulier pour les phréatiques de la Réunion, la répartition des non endémiques est très discontinue, et certaines espèces ne sont connues que d'une ou deux localités largement disjointes, Baïkal et Réunion ou Tanganyika et Réunion; on se demande si dans ce cas il y a bien identité spécifique et non convergence extrême par adaptation à des milieux hautement spécialisés

Bien entendu la répartition locale des phréatobies est liée aux caractères physiques des sédiments. Les sables grossiers sont plus

(1) Nous conservons le mot endémique dans son acception classique, malgré les critiques de PHILIP (*Pacific Insects*, I, 1959) qui propose de le remplacer par precinctive.

Source : MNHN, Paris

favorables que les argiles On observe en particulier des Cyclopides spéciaux dans les graviers fins de torrents de montagne. En revanche les sables coralliaires sont très pauvres.

La faune des mousses et des lichens épiphytes

Au cours de son exploration du Tsaratanàna, PERRIER DE LA BATHIE a décrit avec enthousiasme la richesse de la faune observée dans le revêtement de Cryptogames porté par les arbres en forêt d'altitude.

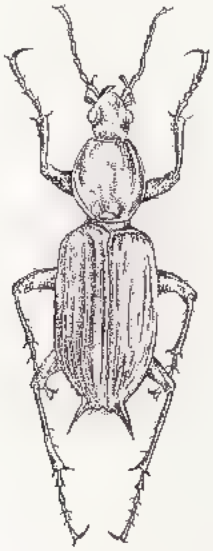


Fig. 47. — Un *Anchomenini* des mousses épiphytes du Tsaratanàna (*Acidoteles renaudianus* Jeannel)

Toutes les localités d'altitude que nous avons explorées, du nord au sud de l'Ile, nous ont toujours fourni une très riche faune dans le manchon de mousses ou de lichens recouvrant branches et rameaux dans la forêt. Cette faune est très complexe : Batraciens, Phasmides, Gryllacrides, Gryllides, Coccinellides, Blattides, Coléoptères Carabiques, Staphylinides, Pselaphides, Chrysomélides, Curculionides. Elle est caractérisée par la fréquence des espèces épineuses (*Cirsia* Redt., *Onogastris* Redt , certains *Antongilia* Redt. parmi les Phasmides, Curculionides ou brillamment colorées *Anchomenini* des Carabiques [fig. 47]) et aussi par l'extraordinaire variété d'espèces congénériques associées (*Nematopeza* Chaud., *Neocolpodes* Jeann.).

Source : MNHN, Paris

Les raisons de cette concentration de faune ne sont pas évidentes; beaucoup des espèces observées dans les mousses ou les lichens ne s'en nourrissent pas. Peut-être faut-il y voir un lieu de refuge pour des espèces hygrophiles exposées, dans le climat d'altitude, à de brusques variations de l'insolation et de l'humidité atmosphérique. Même en saison pluvieuse au Tsaratanàna, quelques heures sans pluie suffisent à sécher feuilles et troncs. Le matelas de mousses et de lichens garde une humidité presque constante; il fonctionne comme le tapis de mousses des cunettes de l'Andringitra, refuge des *Austromphargus* Monod en dehors des périodes de pluie.

La faune érémique

En laissant de côté les plages, Madagascar présente dans le Sud et le Sud-Ouest des zones dunaires étendues. Ces dunes, il est vrai, ne sont en général pas très anciennes Cependant, entre Menarandrana et Linta s'étend une zone de dunes que géographes et géologues qualifient de fin-tertiaire. Or, il est remarquable que jusqu'ici ces dunes n'ont fourni aucune forme particulière, adaptée à ce milieu spécial, contrairement à ce que l'on connaît des dunes africaines.

Peut-être la différence tient-elle à l'extension relativement très faible des dunes de la Linta

On ne peut rattacher, à la faune érémique, celle qui occupe les vastes étendues de sables roux du Sud et de l'Ouest; en effet celles-ci sont normalement couvertes d'un bush dense (Sud) ou même d'une haute forêt (Ouest). Aucun élément spécialisé, foncièrement distinct des formes vivant dans le reste de l'Ile et en particulier en forêt sclérophylle du Nord-Ouest, n'y a été rencontré à ce jour.

Quant à la faune des plages elle est très banale et évoque tout à fait celle des côtes africaines voisines : Phalériides, Carabiques, Cicindélides, Anthicides, Staphylinides, Histérides, Diptères, dont beaucoup de Cératopogonides, appartiennent presque tous à des espèces ou au moins à des genres à très vaste distribution hors de la Grande Ile

La faune intertidale

La faune terrestre intertidale est encore très mal connue et n'a été étudiée qu'en de trop rares points.

Elle comprend d'une part le cortège habituel des espèces de haut de plage : Anthicides, Histérides (des genres *Acritus* Leconte et *Halacritus* Schmidt), Cossonides (vivant dans les bois d'épaves),

Source : MNHN, Paris

quelques Carabiques, des Cicindélides, des Ténébrionides (*Phaleria* Latr., *Diphyrrhynchus* Fairm.), des Muscides peu nombreux et des Cératopogonides.

Quelques espèces vivent plus bas, parfois à la limite inférieure des basses mers; elles sont submergées plusieurs heures par marée et s'abritent alors dans les fissures des rochers et en particulier des argilites. Cette faune comprend plusieurs Malachiides du genre *Laius* Guér-Mén., un Staphylinide du genre *Thalassopora* Jarrige, un Saldide du genre *Salduncula* Brown et un Japygide, associés à des Isopodes Oniscoïdes. Les Insectes sont tous carnassiers, vivant en particulier aux dépens des Annélides Polychètes.

La répartition de ces espèces, qui est du type maritime (cf. p. 275) n'atteint que rarement, et le plus souvent par points isolés, la Côte Orientale d'Afrique, mais couvre largement le domaine indo-pacifique.

On peut rattacher à ce groupe des formes proprement marines, appartenant aux genres *Halovelia* Bergr. et *Halobates* Eschsch., qui sont particulièrement abondants sur les récifs coralliens. Le *Salduncula* Brown a peut-être aussi la possibilité de vivre en haute mer.

Un Pseudoscorpion vient d'être récolté par J. Millot (*in litt.*) dans les Alcyonaires à Nosy Be.

Termitophiles, myrmécophiles, xénophiles

L'absence de Dorylines et la rareté des Termites champignonistes (un seul genre et une seule espèce, *Microtermes kauderni* Holmgren) limitent considérablement le développement des termitophiles et des myrmécophiles.

Les termitophiles connus comprennent un *Termitotroginæ* (à biologie exacte du reste inconnue), *Ankaratrotrox centralis* Paulian un Cétonide (à biologie exacte inconnue), *Scheinia castaneipennis* Ruter, deux Diptères *Calliphoridæ* : *Plastocerontus madecassa* Silv. et *Rhynchomyia anterotes* Séguy, trois Staphylinides : *Termitana perrieri* Fairm., *Termitochara kraatzi* Wasm., et *Millotoca mirotermitidis* Paulian, un Pausside *Paussus planifrons* Fairm et des *Acanthoceridæ*.

Un *Rhyssemus* Muls. a été trouvé dans une termitière de *Coarctotermes* Holmgr. sans que l'on puisse assurer que cette provenance ne soit pas accidentelle.

De nombreux autres Arthropodes ont été observés chez *Capritermes capricornis* Wasm et *Coarctotermes* Holmgr. (*Cyphoderini*, Symphiles, Pauropodes, Acariens) mais n'ont pas encore été identifiés spécifiquement.

Source : MNHN, Paris

Les myrmécophiles sont beaucoup plus nombreux grâce au développement, en particulier, des *Crematogaster* Lund à nids aériens. On connaît des Lépismes surtout chez les *Camponotus* Mayr (en cours d'étude), des Collemboles *Cyphoderini* chez les *Camponotus* Mayr et les *Pheidole* Westw.; une longue série de Paussides, trente-sept espèces en six genres, chez les *Pheidole* Westw. le plus souvent (*Paussomorphus* Raffr. spp., *Paussus* L. spp.), mais aussi chez les *Camponotus* Mayr (*Enneapaussus howa* Dohrn (fig. 48), *Anapaussus* Wasm. sp.), les *Paratrechina* Motsch. (*Paussus scaphifrons* Fairm. et le *P. milloti* Jeannel de la Grande-Comore) et peut-être les *Crematogaster* Lund (*Paussus humbloti*

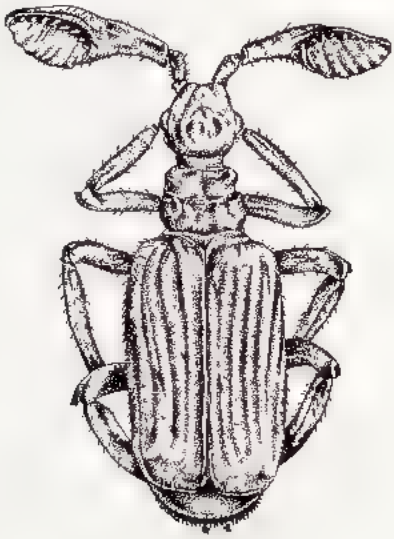


Fig. 48. — *Enneapaussus howa* Dohrn

Raffr.), un très grand nombre de *Clavigerinæ* (1). Madagascar renferme la quasi-totalité des espèces de cette sous-famille : sur un total de quatorze tribus connues dans le monde, neuf sont représentées à Madagascar et cinq sont propres à la Grande Ile; celles-ci constituent de vieilles lignées, sans affinités avec celles des continents voisins. Rappelons que, parmi les cinq tribus inconnues à Madagascar, deux ne sont représentées que par une ou deux espèces. La faune malgache comprend vingt deux genres de Clavigérines et trente-cinq espèces, ce qui souligne l'extrême diversité

(1) La biologie des *Clavigerinæ* est pratiquement inconnue; nous avons observé, en nid Janet, plusieurs espèces malgaches, montant sur le prothorax des Fourmis hôtes, et se laissant transporter ainsi Nous avions signalé la même phorésie pour des dorylophiles de type «protégé» en Côte-d'Ivoire

Source : MNHN, Paris

générique de la sous-famille. A part le genre *Miroclaviger* Wasm. dont les deux espèces connues vivent avec deux *Camponotus* Mayr, et le genre *Apodiger* Wasm. dont l'unique espèce vit avec *Prenolepis* Mayr, tous les Clavigérines dont l'hôte est connu fréquentent les nids de *Crematogaster* Lund. La densité des Clavigérines dans ces nids est parfois extraordinaire et JEANNEL donne le tableau suivant du produit de tamisage d'un nid de *Camponotus schenki* For., effectué le 20 janvier sous ma direction :

Paussiger limicola Wasm.	2
Rhynchoclaviger crematogastris Wasm.	60
Theocerus crenulatus Raffr.	20
Antalaha brevicollis Jeann.	1
Radama pauliani Jeann.	2
Imerina wasmanni Raffr.	15
Semiclaviaer sikorai Wasm.	4

Des spectres analogues sont fréquents et montrent la coexistence de nombreuses espèces, sans que la moindre sélection ne s'indique, fait sur lequel nous avions déjà insisté en parlant des Staphylinides dorylophiles africains (1947), mais avec, toujours, la dominance très marquée d'une ou deux espèces

En dehors des Clavigérines, on connaît deux Psélaphides myrmécophiles : *Capnites angustus* Raffr. trouvé avec *Pheidole oswaldi* For. et *Xenobryaxis pauliani* Jeann. avec une fourmi indéterminée.

Un Aléocharien encore inédit a été trouvé avec les fourmis sur l'Ankaratra; il était, au moins occasionnellement, extraordinairement abondant.

Les nids de *Crematogaster* Lund hébergent d'autres Staphylinides : *Philusina ranavalonæ* Wasm. et *oberthüri* Wasm., *Oligusa crematogastris* Wasm., un Ténébrionide, *Myrmecocatops latus* Wasm., un Cossonide *Myrmecorhinus pinniger* Wasm. et le *Trochoideus oberthüri* Wasm. (1), Endomychide.

Ces nids nous ont procuré en outre une larve de *Melandryidæ* dont l'élevage a échoué, et deux Lépidoptères : un *Tortricidæ* encore inédit et la Pyrale *Monræia pratti* (Kenr.) qui est très abondante dans les chasses de nuit de la forêt du Centre-Est, et dont la chenille est extraordinairement trapue et sclérifiée. Enfin on y a signalé un Miride, *Lissocapsus wasmanni* Berger.

(1) Il est douteux que les *Trochoideus* soient réellement myrmécophiles. Du moins sont-ils fréquents dans le milieu extérieur.

Source : MNHN, Paris

Les galeries couvertes, qui mènent des nids aériens de *Crematogaster* Lund. aux diverses parties de la plante et au sol, abritent souvent aussi des Cochenilles myrmécophiles, en général endémiques : *Planococcus furcesetosus* Mamet, *Tylococcus madagascariensis* Newst., *ambrensis* Mamet, *tsinjoarivæ* Mamet, *ambatoloanæ* Mamet, *Paraputo myrmecophilus* Mamet; parfois non endémiques mais connus comme myrmécophiles dans le reste de leur aire : *Coccus formicarii* Green, décrit de Ceylan; parfois enfin non endémiques et xénoxènes, tel *Planococcus lilacinus* (Cock.).

Chez d'autres Fourmis, encore indéterminées, on a décrit deux autres Cochenilles malgaches : *Pseudococcus myrmecophilus* Mamet et *Formicoccus greeni* (Vayssière); les Cochenilles des genres *Coccus* L., *Tachardina* Cock et *Platysaissetia* Cock. sont fréquemment recherchées, à l'air libre, par diverses Fourmis.

Parmi les Cochenilles myrmécophiles, une place spéciale doit être faite à *Gascardia madagascariensis* (Targ. Tozz. qui forme des colonies entourées d'amas cireux atteignant la taille du poing, colonies jouant le rôle d'abri, et peut-être aussi de réserve de substances sucrées, pour les *Camponotus* Mayr; l'association est si constante que les amas de *Gascardia* Targ Tozz. sont nommés par les Malgaches «lokomvitsika» c'est-à-dire «cire de fourmi».

Malgré la richesse de ces indications, on peut affirmer avec certitude que la faune des myrmécophiles malgaches est encore pratiquement inconnue.

Il en va de même pour la faune des xénophiles. Seuls les nids de Tisserins et quelques nids de Hérons (*Ardeola* Boie, *Nycticorax* Mœhr) ont été examinés, les nids souterrains de *Phedina borbonica madagascariensis* Hartl., de Guêpier et de Martin-Pêcheur n'ont jamais été étudiés systématiquement, de même que les terriers de Crocodile (1).

Dans les nids de Tisserins on a découvert un Carabique qui paraît xénobie : *Paulianites nidicola* Jeann. et des Hémiptères Anthocorides; les Psocoptères de cette faune n'ont pas été encore identifiés. Les nids de *Nycticorax* Mœhr. ont donné des Dermaptères xénoxènes, et un Phoride du genre *Puliciphora* Dahl, les nids d'*Ardeola* Boie des Carabiques *Colpodini*, des Dermaptères et des Staphylins, sans doute tous xénoxènes.

Signalons la richesse en individus d'Aranéides des nids de Tisserins et de Bihoreaux, sans que des espèces spéciales aient été rencontrées.

(1) Plus exactement les tentatives que nous avons pu faire, en particulier dans les terriers de Crocodiles, n'ont fourni aucun document positif.

Source : MNHN, Paris

La faune parasitaire

Cette faune est à peine étudiée. Tout au plus pouvons-nous souligner ici l'apparente originalité des Acariens pelticoles de *Centetidæ* et de Lémuriens (*Listrophoridæ, Dermanyssidæ, Lælaptidæ*), des Acariens plumicoles *Analgesidæ*, des Acariens intrapulmonaires d'Oiseaux (la sous-famille spéciale des *Agapornyssinæ* a dû être créée pour certains d'entre eux), des Mallophages et des rares Anoploures; la banalité des *Ixodidæ* sauf le groupe d'*Hæmaphysalis* Koch vivant sur les *Centetidæ;* l'homogénéité des Pupipares de Lémuriens et d'Oiseaux, la variété des *Nycteribiidæ*, la présence des *Streblidæ*, l'absence apparente des *Polyctenidæ*, pour les ectoparasites.

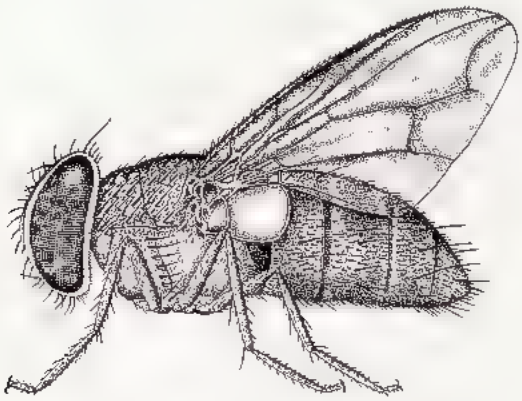


Fig. 49. — *Anacamptomyia* parasite de *Polistes* malgache

Les endoparasites sont également très originaux, qu'il s'agisse des Trématodes, des Nématodes ou des Cestodes, mais l'inventaire en est à ses débuts et pratiquement aucun cycle n'a pu être établi.

En ce qui concerne les Protozoaires parasites, ils sont à peine connus. Signalons des formes originales parmi les hôtes des Termites, un *Plasmodium* March et Celli spécial aux Lémuriens, des Protistes libres et des Grégarines endémiques chez les Insectes et les Myriapodes. Mais il n'y a encore eu qu'un échantillonnage tout à fait superficiel et le champ peut être considéré comme vierge.

Les Hyménoptères parasites, les Dermestides parasites de Mantides (*Thaumaglossa pauliani* Pic) et les Diptères parasites sont relativement mieux connus et encore cela ne veut-il pas dire grand-chose; mais ils sont si mal inventoriés dans le reste de

Source : MNHN, Paris

l'océan Indien que l'on ne saurait en tirer de considérations générales Il faut seulement souligner la fréquence des séries qu'il a été possible d'établir avec un hôte et un ou plusieurs parasites, dotés chacun d'un ou plusieurs hyperparasites. Par analogie avec ce que nous connaissons en Europe ou en Amérique du Nord, le parasitisme paraît normal.

Nous retrouvons des complexes biologiques absolument comparables à ceux d'Afrique : ainsi les nids de *Polistes* Latr. fournissent un Tachinide, *Anacamptomyia* cf. *africana* (fig 49), un *Ipobracon* Thoms. et un Chalcidien sans doute hyperparasite, telle Cochenille (*Icerya seychellarum* Westw. est attaquée par un Diptère, *Cryptochætum monophlebi* Thorpe (1), lui-même parasité par un Chalcidien; telle autre (*Gascardia madagascariensis* (Targ. Tozz.) est attaquée par un Chloropide et par trois ou quatre Chalcidiens (2); telle chenille est parasitée par un Tachinaire et par un *Apanteles* Fœrst. attaqué à son tour par un *Apanteloctonus* Seyrig; des Jassides hébergent un Dryinide et un Pipunculide; des *Delphacidæ*, des Cercopides et des Polistes, un Strepsiptère; les pontes de Sauterelles sont détruites par un Bombylide et par des Lyttides, et les adultes hébergent un Gordien et un Tachinaire. Les Gordiens se retrouvent, très fréquents, chez les Blattes et les Mantes.

Nous pourrions multiplier les exemples, ceux ci n'auraient d'autre intérêt que de montrer la complexité de l'équilibre biologique de la faune malgache Mais l'étude des relations entre hôtes et parasites est encore moins avancée que celle des parasites eux-mêmes.

---

(1) L'envoi, par nos soins, de *Cryptochætum monophlebi* Thorpe à l'île Maurice a permis le contrôle biologique efficace de l'*Icerya seychellarum* Westw. sur cette île Il est à souhaiter que cette introduction soit faite aussi à Rodriguez, où la Cochenille cause de graves dégâts

(2) Le complexe de *Gascardia madagascariensis* (Targ Tozz) comprend, d'après PAULIAN (1955) :

Un Diptère commensal à l'état larvaire : *Siphonella pauliani* Séguy;

Deux Lépidoptères sans doute prédateurs à l'état larvaire : *Autoba costimacula* Saalm. et *Stathmopoda clarkei* Viette.

Trois Chalcidiens : *Aphycus prævidens* Silv , *Eucomys tananarivensis* Risbec et *Lokombitsikala coccidivora* Risbec.

Un complexe analogue nous est donné par le Chrysomélide *Mesoplatys madagascariensis* Vogel dont les œufs sont parasités par le Chalcidien *Guieralia guieræ* Risbec, les œufs et les larves attaqués par le Pentatomide prédateur *Megarhaphis acuta* Dall., lui-même parasité, à l'état d'œuf, par le Chalcidien *Oœncyrtus sesbaniæ* Risbec et les Proctotrupides *Microphanurus aloysi sabaudiæ* Fonts. et *Hadronotus sesbaniæ* Risbec (cf PAULIAN, 1955)

Source : MNHN, Paris

Bien qu'encore imparfaitement connus les ectoparasites de Mammifères permettent quelques observations générales

La faune de Mammifères malgaches présente une extrême originalité par ses Insectivores, ses Rongeurs, ses Carnivores et ses Primates. Sauf pour les Rongeurs, où les auteurs ne s'accordent pas, on reconnaît en général que les Mammifères malgaches appartiennent à des familles, voire des superfamilles, endémiques

Or la composition de la faune d'ectoparasites de ces divers groupes est très dissemblable :

Insectivores : Pas d'Anoploures, ni de Mallophages; trois Aphaniptères : *Centetepsylla madagascariensis* Rothschild, *Synopsyllus fonquierniei* Wagner et Roubaud, *Paractenopsylla kerguisteli* Wagner. Tous trois constituent des genres endémiques attachés aux *Centetinæ* (les deux premiers) et aux *Oryzoryctinæ* (le dernier), mais les deux derniers sont passés sur les animaux anthropophiles (rats, etc).

Cinq *Ixodoidea* endémiques du genre *Hæmaphysalis* Koch.

Deux genres endémiques de *Listrophoridæ* avec deux espèces de *Centetesia* Lawrence et une de *Tenrecobia* Lawrence.

Rongeurs : Deux Anoploures, *Hoplopleura œnomydis* Ferris et une espèce inédite de *Eulinognathus* Cummings

Un *Xenopsylla* Glink. inédit sur *Macrotarsomys* et plusieurs espèces à vaste répartition ou hôtes normaux des Insectivores, capturés par les Rongeurs. Quelques Acariens en cours d'étude

Carnivores : Ni Anoploures, ni Mallophages, ni Acariens. Quelques Puces à vaste distribution et à hôtes en général anthropophiles.

Lémuriens : Un Mallophage *Trichophilopterus babakotophilus* Stobbe sur *Indris* Cuv. (hôte douteux), et sur *Lemur* et Propithèque. Genre endémique.

Plusieurs Anoploures : une espèce du genre endémique *Phthirpediculus* Ewing sur Propithèque et une autre (*P. avahidis* Paulian) sur Avahis; deux espèces du genre *Lemurpediculus* Paulian, endémique, sur Lépilémur et sur Microcèbe; plusieurs Puces anthropophiles (*Pulex irritans* L., *Ctenocephalides felis strongylus* L.).

Plusieurs Acariens appartenant à des genres endémiques (*Ætholælaps* Strandt. et Cam., *Makialges* Gaud, *Lemuroptes* Lawrence, *Liponysella* Hirst) ou à une section isolée d'un genre africain (*Listrophoroides* Hirst, avec deux espèces sur Lépilémur).

L'opposition entre la pauvreté des ectoparasites de Carnivores, la banalité de ceux des Rongeurs et l'extrême originalité de ceux des Insectivores et des Lémuriens doit-elle faire considérer que les

Source : MNHN, Paris

Rongeurs et les Carnivores sont des tard-venus dans la faune malgache ? possible pour les Rongeurs cette hypothèse ne peut être retenue pour les Carnivores. Mais l'originalité des parasites de Lémuriens et d'Insectivores souligne, en tous cas, l'isolement de ceux-ci. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que l'un des Anoploures avait été d'abord rattaché à un genre sudafricain récolté sur *Galago* et n'a été séparé, sur des caractères morphologiques importants, que récemment.

Les espèces phytophages

Malgré l'endémisme très élevé de la flore malgache, les espèces animales phytophages ne paraissent pas présenter de particularités marquantes.

Les seuls exceptions sont, d'une part, les espèces des phytotelmes examinées plus haut, d'autre part, le cortège de Coccides et d'Aphides inféodés aux Euphorbes coralliformes et formant des mégaendémiques.

Nous avons ainsi :

COCCIDES :

Amelococcus alluaudi Marchal, sur *Euphorbia intisy;*
Antandroya euphorbiæ Mamet sur *Euphorbia stenoclada* et *oncoclada;*
Antandroya tulearensis Mamet sur *Euphorbia* sp.;
Kandraspis euphorbiæ Mamet sur *Euphorbia enterophora;*
Tsimanaspis euphorbiæ Mamet sur *Euphorbia* sp

APHIDES :

Paulianaphis madagascariensis Essig sur *Euphorbia stenoclada* (1).

Mais ces mêmes Euphorbes abritent aussi des microendémiques comme *Conchaspis insolitus* Mamet dont le genre, habituellement palmicole, vit aussi sur *Alluaudia* à Madagascar (l'on sait que certains botanistes rapprochent les Didiéréacées, dont le genre *Alluaudia*, des Euphorbiacées).

Il est remarquable d'opposer ce mégaendémisme à celui qui aboutit à l'apparition de genre malgaches inféodés à des genres botaniques à large distribution afro malgache (ainsi *Madhalymococcus* Mamet sur *Hyphæne*, *Madacanthococcus* Mamet sur *Philippia*, la tribu des *Antakaspidini* sur *Terminalia*) ou à la présence

(1) Nous ne faisons pas mention ici du genre *Tsimbazaspis* Mamet car, bien que décrit et connu seulement de Madagascar, il a été récolté sur une espèce d'Euphorbe importée

Source : MNHN, Paris

de microendémiques sur deux plantes malgaches du même genre, mais séparées par de grandes distances géographiques (ainsi *Conchaspis tsaratananæ* Mamet sur un *Neodypsis* du mont Tsaratanàna dans le Nord et sur *Neodypsis decaryi*, endémique strictement localisé de la XIe Réserve Naturelle, près de Fort-Dauphin, dans une zone où il n'existe pas d'autre *Neodypsis*).

D'autre part des endémiques malgaches passent de plantes endémiques sur plantes cultivées (*Planococcus anaboranæ* Mamet du *Borassus*, repris sur *Cocos*).

Enfin des mégaendémiques peuvent être polyphages, tels *Gascardia madagascariensis* (Targ. Tozz.).

Au point de vue biologique, l'abondance des mineurs et des cécidogènes (Lépidoptères, Coléoptères, Diptères, Coccides, Tingides) est remarquable; il s'agit en général de représentants, endémiques ou non, de formes normalement mineuses ou cécidogènes dans le reste de leur aire. On doit cependant noter des exceptions à cette règle, tel le Drosophilide *Gitona pauliani* Séguy, mineur de *Phytolacca abyssinica* Hoffm et premier représentant du genre à montrer cette éthologie Tel aussi un Trypétide non encore identifié mineur sur un *Pittosporum*.

Les relations entre l'aire des espèces phytophages malgaches et celles de leur hôte peuvent se répartir en catégories :

a. Le phytophage, connu hors de Madagascar, vit sur une plante importée.

Citons les *Acrocercops* Wall. suivants :

A. loxias Meyr., décrit des Indes, sur *Eugenia jambolana;*

A. cathedræa Meyr., décrit des Indes, sur *Urena lobata* et *Jasminum sambac;*

A. hemistacta Meyr., décrit du Bengale, sur *Achyranthes aspera;*

A. tricyma Meyr., décrit de l'Assam, sur *Blumea;*

A. hormista Meyr., décrit des Indes, sur *Psiadia altissima.*

Citons encore *Phyllocnistis saligna* Zell, sur *Salix babylonica;*

b. Le phytophage, endémique, vit sur une plante endémique. Aux exemples cités plus haut, ajoutons seulement :

Acrocercops theæformisella Viette, sur *Aphloia theæformis; Parectopa milloti* (Viette), sur *Bauhinia comorensis;*

c. Le phytophage, endémique, vit sur une plante importée. C'est un cas relativement fréquent

Citons : *Parectopa eugeniella* Viette sur *Eugenia jambolana; Thammurgus interpuntatus* Schedl, sur *Luffia; Xyleborus diversipennis* Schedl sur *Mangifera indica*, *Scolytoplatypus* Schauf. spp sur *Cinchona*.

Source : MNHN, Paris

Deux interprétations sont possibles : d'une part, que le phytophage existe, bien qu'il n'y ait pas encore été récolté, dans le pays, d'origine de la plante hôte, cas qui paraît parfois exclu, ainsi pour les *Scolytoplatypus* Schauf. d'autre part, que la plante importée a littéralement capté une espèce endémique, fonctionnant comme plante piège. Mais alors deux cas sont théoriquement possibles

Ou bien il s'agit simplement de la capture d'une forme à tendances polyphages, qui se borne à étendre son champ d'action; ou bien et tel paraît être le cas au moins pour les Lépidoptères mineurs cités ci-dessus - il y a véritablement, après la capture d'un hôte de la faune locale, formation d'une nouvelle unité taxonomique. Dans ce cas, la date d'introduction de la plante hôte présente, comme nous le verrons plus loin, un intérêt particulier,

d. Le phytophage, importé, vit sur une plante endémique. Les exemples sont particulièrement nombreux parmi les Coccides et les Aphides Il s'agit là d'une invasion assez banale mais qui mérite une étude très détaillée car elle peut préluder également à la formation d'une nouvelle unité taxonomique. L'analyse détaillée de la morphologie et de la génétique du phytophage mérite d'être faite à intervalles réguliers.

Il est difficile de comparer la composition qualitative et quantitative des faunes de phytophages malgaches et celles des autres régions L'existence de différences que l'avenir permettra peut-être de mieux comprendre nous est cependant démontrée par le cas des Cécidomyides cécidogènes Nous avons en effet le tableau suivant (H.F. BARNES, L. PAULIAN de FÉLICE et R. PAULIAN, *in litt.*) :

Régions	Cécidomyides cécidogènes	Zoocécidies connues	% de galles dues à des Cécidomyides
Asie	176	708	24
Indonésie	535 (1)	1.536	34
Europe méridionale	398	1.446	26
Amérique du Nord	682	1.441	47
Europe centrale	325	1.131	28
Amérique tropicale	127	1.341	9
Madagascar	38	315	12

(1) Ce chiffre est celui de l'ensemble des Diptères cécidogènes, mais les galles de Trypétiques n'y tiennent qu'une place infime.

Les mycophages ou mycétophages sont bien représentés, mais ne paraissent présenter que des formes classiquement mycophages sur d'autres parties de leur aire de distribution

Source : MNHN, Paris

[illegible] dans la forêt, falaise orientale;
[illegible] nant la mer près d'Antanambe
[illegible] ice Géologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Les espèces coprophages

L'absence pratiquement absolue d'Ongulés endémiques donne à la faune coprophage malgache un intérêt très particulier. Rappelons que celle-ci comprend trois genres monotypiques de *Scarabæini*, un

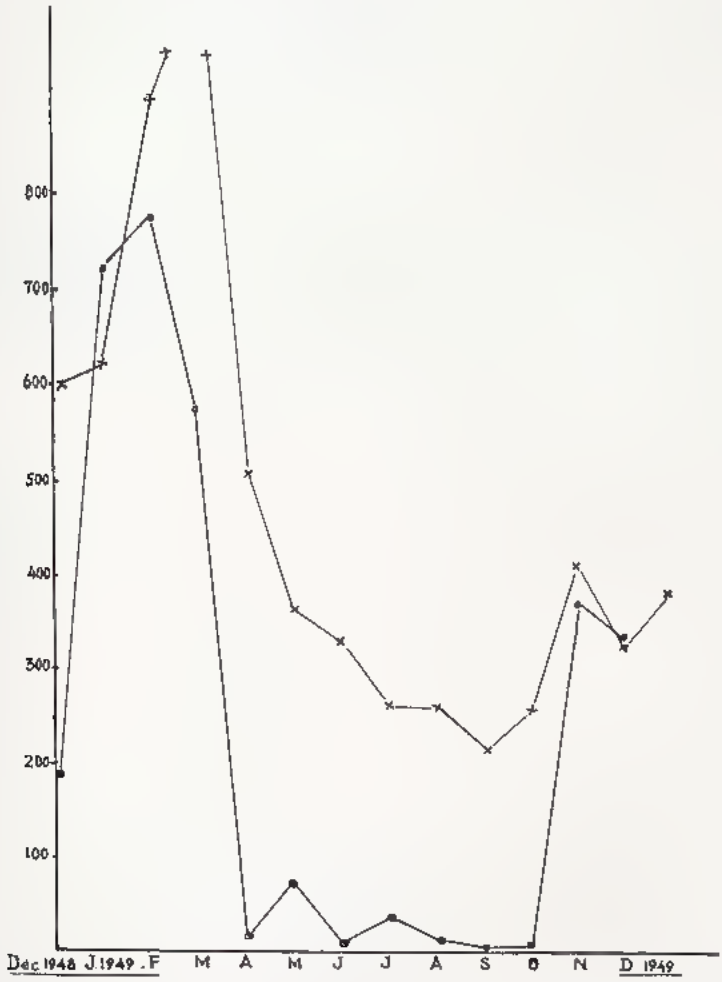


Fig. 50. — Variations annuelles comparées, en 1949, de la faune (captures au piège lumineux) à Tananarive (+++), et du coefficient de Meyer (.)

genre polyspécifique d'*Oniticellini*, un genre paurospécifique d'*Onthophagini*, six genres formant un ensemble polyspécifique de *Canthonini*, plusieurs genres d'*Aphodiinæ*, *Orphninæ* et *Hybosoridæ*.

En réalité, tous les éléments de ces tribus ne sont pas strictement fimicoles. Il n'en reste pas moins que les trois *Scarabæini*, les six *Onthophagini*, plusieurs *Oniticellini*, dont les espèces les plus

Source : MNHN, Paris

grosses et les plus communes, et quelques *Aphodiinæ*, sont actuellement inféodés aux excréments de bovidés et secondairement à ceux de l'homme et des autres animaux domestiques.

Parmi ces espèces, un *Onthophagini* et la plupart des *Aphodiinæ* ont une vaste distribution malgache et peuvent être des immigrants récents, mais les autres sont des endémiques, voire des mégaendémiques, dont la présence ne peut s'expliquer de la sorte.

Compte tenu de ce que les Vertébrés subfossiles ne comprennent qu'un Hippopotame nain, un Carnassier et des Lemuriens géants, il y a là un fait de capture extrêmement remarquable. Et cette capture a dû, biologiquement, être très rapide car la disparition des Vertébrés subfossiles s'est achevée fort peu de temps après l'arrivée de l'homme et de son cortège d'animaux domestiques. La capture est d'autant plus remarquable que les excréments de primates, d'oiseaux ou d'hippopotame abritent en général des espèces bien différentes de celles des excréments de bovidés.

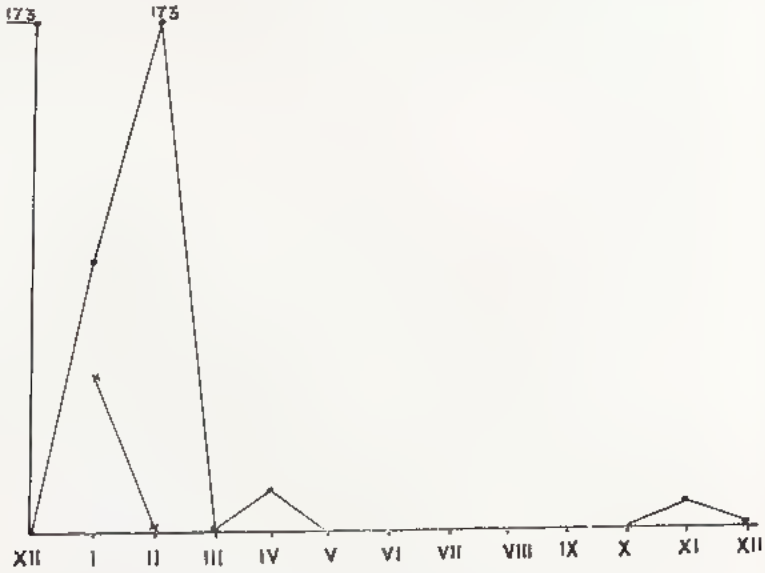


Fig. 51. Variations annuelles, 1949, des captures de *Parusa pallida* Butl.

Pour les *Oniticellini*, du fait que certaines espèces actuelles vivent dans les champignons ou les cadavres, le passage a pu se faire, de ces aliments aux bouses, avec la multiplication des bovidés.

Mais les *Scarabæini* sont toujours de stricts fimicoles et leur présence pose un problème non encore résolu.

Il est enfin à noter que les Epilissiens, malgré leur grand nombre d'espèces, ne fréquentent guère les excréments de mammifères; CLOUET les a signalés sur déjections d'oiseaux.

Source : MNHN, Paris

Phénologie

Pratiquement aucune recherche n'a porté sur la phénozoologie malgache.

Tout au plus pouvons-nous citer un essai de PAULIAN et MOURBEAUX cherchant à dégager une relation entre la densité de la faune, mesurée par les captures de nuit au piège lumineux, et les données pluviothermiques Ces auteurs, pour Tananarive, proposent la relation suivante

$$N = K \left| \frac{(T_1 - 12)\ P_1 + (T_2 - 12)\ P_2}{2} \right|$$

où N représente la moyenne des captures mensuelles d'une nuit, dans le mois considéré; T_1 la température moyenne de ce mois en degrés centigrades; P_1 la pluviosité totale en millimètres pour le mois; T_2 et P_2 la température moyenne et la pluviosité totale pour le mois précédent. La relation utilise le fait que, à Tananarive, la faune est pratiquement inactive au-dessous de 12°.

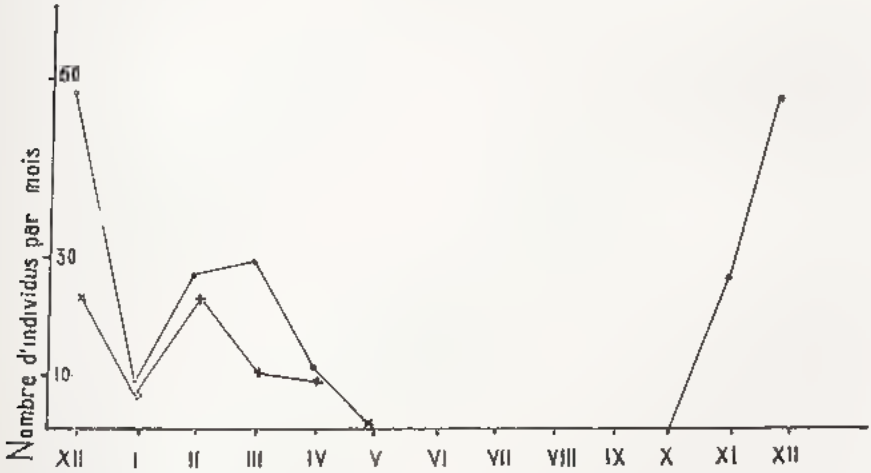


Fig 52 Variations annuelles, 1949, des captures de *Rigema ornata* Wlk

Par ailleurs, leurs chasses de nuit ont établi l'existence de cycles complexes Pour la plupart des espèces ayant un cycle annuel, l'imaginose se situe, à Tananarive, après le début des pluies; quelques espèces ont au contraire une imaginose en saison fraîche (fig. 50).

Mais les observations de Tananarive ne sont pas valables pour l'ensemble de l'Ile.

Il semble qu'en région de pluvisilva (mont Tsaratanàna et Périnet par exemple), le maximum d'imaginoses se situe juste avant

Source : MNHN, Paris

les maxima pluviométriques : à partir du 15 octobre au Tsaratanàna; en novembre-début décembre à Périnet; il en serait de même à Maroantsetra et à l'île Sainte-Marie.

Brenthides et Phasmides montrent un maximum d'accouplements en décembre à la montagne d'Ambre.

La période des grosses pluies est marquée en particulier par une baisse très nette du nombre d'insectes adultes (constatée par exemple lors de chasses en février au mont Tsaratanàna, en janvier à l'Andohahelo).

Au contraire, dans l'ouest et dans le sud xérophytique, les imaginoses suivent les pluies et semblent se localiser, dans l'Ouest à la fin des pluies, dans le Sud tout de suite après les fortes précipitations qui dans la région sont toujours sporadiques et peuvent se situer entre décembre et mars.

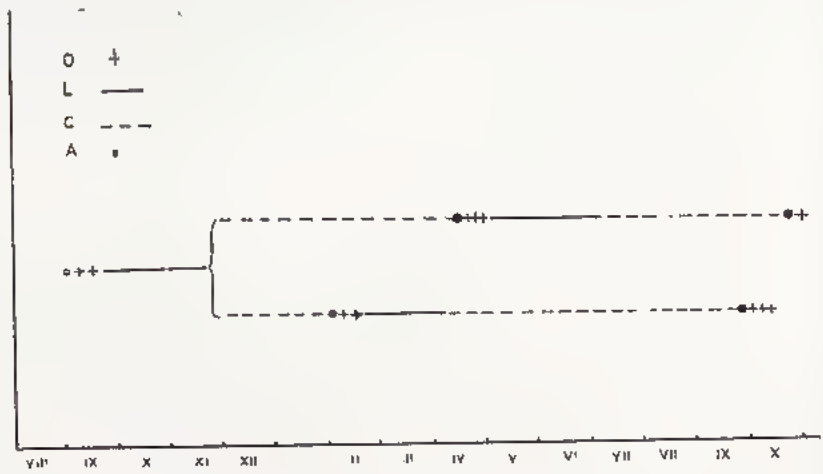


Fig. 53 — Cycle de *Boroceras madagascariensis* subsp. *cajani* Vinson

Il s'agit là bien évidemment de faits statistiques et dont l'application peut être différente selon les groupes Alors qu'en fin octobre la plupart des Coléoptères sont adultes au Tsaratanàna, les Orthoptères sont encore à l'état de nymphes âgées.

Comme dans toutes les régions tropicales, les densités fauniques sont très irrégulières, variant d'un jour à l'autre avec une extraordinaire ampleur. Nous avions insisté en 1947 sur ce fait en pluvisilva de Côte-d'Ivoire et montré que toute la faune : phytophages en promenade, plankton aérien, prédateurs en chasse, subissait des fluctuations simultanées. Les variations ont la même ampleur à Madagascar Elles peuvent être rapprochées des conditions météorologiques : le vent, surtout froid, est défavorable;

Source : MNHN, Paris

la pluie, même cyclonique, favorable, de même que les soirées orageuses et chaudes. Mais en fait nous n'avons pu trouver aucune corrélation certaine entre les divers facteurs du milieu et l'abondance de la faune. Le temps le meilleur est bien lié à une pluie fine et régulière; mais on peut se demander s'il n'y a pas là une cause d'erreur tenant à ce que ce type de temps assure une diffraction particulièrement forte de la lumière.

Parmi les espèces présentant des éclosions massives de janvier à mars, citons les *Chlœon* Lubb. et *Parasa valida* Butl. (fig. 51); parmi les espèces à eclosions hivernales *Chalcioppe hippasia* Cram. Une ponte hivernale caractérise aussi les Lézards de haute altitude au Tsiafajavona (G. PASTEUR), ce qui est d'autant plus remarquable qu'il s'agit là de niveaux où le froid est très vif. Les Cicindèles apparaissent en masse à Tananarive en décembre-janvier.

Certaines espèces sont nettement bivoltines. Tels *Boroceras madagascariensis* subsp. *cajani* Vinson ou *Rigema ornata* Wlk. (fig. 52).

Dans le second exemple, les deux générations ont leur éclosion en saison chaude : novembre-décembre et février-avril. Dans le premier exemple la situation est plus complexe car les adultes éclos en septembre-octobre donnent naissance à une seconde génération normale en décembre-février et à une seconde génération à diapause prolongée dont l'éclosion a lieu de mars à mai. En l'absence de diapause, une troisième génération s'intercale de janvier à octobre (fig. 53).

Enfin, il est des espèces à trois générations par an; les éclosions se situent alors en général en février-mars, mai-août, novembre-décembre [*Diacrisia madagascariensis* Butl., *Chionæma amatura* Walk. (fig. 54), etc.].

Les données de phénobotanique fournies par les relevés climatologiques de la Station Agronomique du lac Alaotra ne sont pas assez nourries pour nous permettre de dégager des traits qui puissent être rapprochés de ceux de la phénozoologie.

On doit rattacher à la phénologie le problème des races saisonnières. Celles-ci ne sont guère connues que chez des Piérides, des Nymphalides et des Satyrides.

En règle générale, la forme dite de saison sèche diffère de la forme dite de saison des pluies par la coloration, surtout de la face inférieure des ailes, plus foncée, à dessins plus accentués.

Dans la majorité des cas le contraste entre les deux formes extrêmes est très marqué, mais il existe de très nombreux intermédiaires.

Source : MNHN, Paris

Une place à part peut être faite ici au *Charaxes zoolina* reconnu à Madagascar jusqu'ici par deux sous-espèces :

Betsimisaraka Lucas;

Betanimena Lucas.

La première forme est normalement à dominante blanche dessus et dessous et la seconde rousse dessus et dessous.

Les taxonomistes y ont en outre reconnu une série de formes : *lambertoni* Lathy, *franouxi* Rouss. Dec., *firmus* Le Cerf et *andriba* Ward qui établissent l'instabilité de ces deux sous-espèces

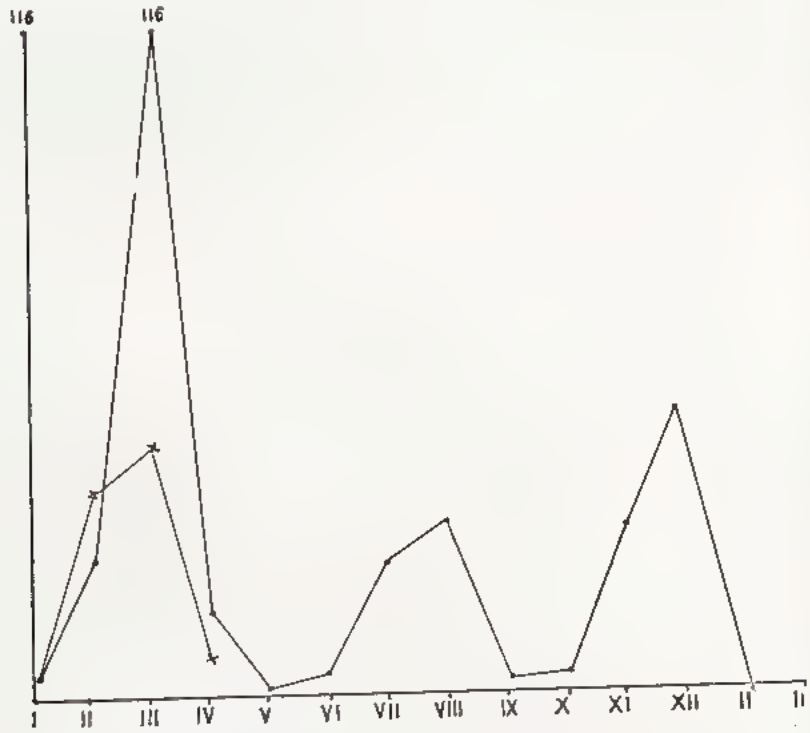


Fig. 54. — Variations annuelles, 1949, des captures de *Chionæma amatura* Wlkr

Or des recherches méthodiques en forêt de Lambomakandro (Sud-Ouest) auxquelles ont été associés M. et Mme Bénétrix, MM. Griveaud et Vieu, ont montré que, malgré l'existence de très nombreux aberrants, la population relative des deux sous-espèces variait avec la saison.

On a ainsi obtenu

du 4 au 9 février 1958, l'espèce assez rare était représentée uniquement par des *betsimisaraka* (36 exemplaires capturés),

Source : MNHN, Paris

du 24 février au 2 mars 1958, l'espèce, bien plus abondante, a fourni :

Betsimisaraka	394 individus
Betanimena	7 individus

du 1er avril au 7 avril 1958, on a obtenu :

Betsimisaraka	279 individus
Betanimena	471 individus

A cette dernière période, le nombre d'exemplaires aberrants, intermédiaires entre les deux formes, était particulièrement élevé.

D'autre part, la tendance à la mélanisation atteint chez ces individus tantôt les deux ailes, tantôt les antérieures ou les postérieures seules.

Nous saisissons ici sur le vif le passage de la forme de saison des pluies à la forme de saison sèche et l'ampleur des variations à caractères purement somatiques (planches XXII et XXIII).

Il resterait à vérifier la généralité de ce phénomène sur toute l'aire de l'espèce.

2. REVUE DES DIVERS GROUPES ZOOLOGIQUES TERRESTRES ET D'EAU DOUCE MALGACHES

FLAGELLÉS, CILIÉS, SPOROZOAIRES

Seules des formes parasites, dans l'ensemble originales, ont été signalées chez les Termites, les Myriapodes, certains Coléoptères. On peut aussi citer un Hématozoaire de Lémurien L'endémisme, lié à celui des hôtes, est relativement marqué.

La faune thécamœbienne, à peine connue, paraît riche mais ne présente pas jusqu'ici d'éléments remarquables.

CŒLENTÉRÉS

Une Hydre a été observée par nous à Tananarive, mais n'a pas été encore étudiée.

Source : MNHN, Paris

SPONGIAIRES

Une Eponge d'eau douce (un Spongillide) a été récemment récoltée dans les eaux de l'Ile; elle n'a pas encore été étudiée.

BRYOZOAIRES

Au moins une espèce de Bryozoaire d'eau douce (*Plumatella ?*) a été récoltée récemment, mais n'a pas encore été décrite ou nommée.

ROTIFÈRES

Les Rotifères paraissent nombreux dans les eaux douces; ceux de nos récoltes sont en cours d'étude par le Dr Berzins, plusieurs seraient endémiques, dont le genre *RePauliana* Berzins.

OLIGOCHÈTES

Les Oligochètes sont à peine connus de Madagascar.

Deux espèces de *Naididæ* ont récemment été citées de l'Ile, elles ont une vaste distribution orientale ou indo-africaine.

NÉMATODES

Les Nématodes libres n'ont été étudiés que dans le milieu phréatique; les parasites sont à peine connus, mais montrent un remarquable endémisme.

HIRUDINÉES

Petit groupe connu par des formes aquatiques banales et par quelques espèces (un *Philæmon* Blanch. et trois *Hæmadipsa* Tenn terrestres, strictement inféodées aux forêts humides, à affinités purement orientales.

PLATHELMINTHES

En dehors des formes parasites, l'embranchement comprend quelques Planaires aquatiques (deux espèces ont été signalées) et plusieurs espèces terrestres. Celles-ci sont au nombre de trente et une, dont vingt-trois formes rattachées au genre *Bipalium* Stimp. (oriental, absent d'Afrique et d'Australie et qui n'a pas

Source : MNHN, Paris

pénétré dans les autres îles de l'océan Indien occidental sauf, peut-être, à Maurice). De BEAUCHAMP admet que ces espèces peuvent dériver d'un unique ancêtre oriental primitif qui aurait donné naissance aux diverses formes connues. On a signalé en outre deux *Pelmatoplana* Graff., genre absent également des autres îles du domaine étudié ici. Enfin il existe six Rhynchodémidés.

Une Némerte a été citée de Madagascar.

CRUSTACÉS

Anostracés et Conchostracés

Ces ordres renferment un nombre assez considérable d'espèces se répartissant entre les genres *Limnetis* Loven, *Branchipus* Schæff., *Apus* Cuv., *Streptocephalus* Baird, *Leptestheria* Sars, *Cyclestheria* Sars et *Lynceus* Muell. Il n'y a pas, pour le moment, moyen d'en tirer d'enseignements biogéographiques.

Cladocères

Aucune espèce endémique n'est connue semble-t-il, et peu d'espèces ont été signalées, mais la faune n'a pas encore été étudiée. En tout dix-neuf espèces ont été citées, réparties en treize genres. Seuls les genres *Macrothrix* Baird, *Alona* Baird et *Ceriodaphnia* Dana ne sont pas monotypiques

Copépodes

Les Harpacticides ne sont connus que par quelques espèces cosmopolites, muscicoles ou d'eaux saumâtres (*Epactophanes* Mrazek, *Elaphoidella* Chapp., *Phyllognathopus* Mrazek, etc., un *Echinocamptus* Chapp. endémique muscicole, et une série d'espèces, endémiques ou à vaste distribution, du phréatique d'eau douce et d'eau saumâtre

Les Calanoïdes ne sont connus que par dix espèces endémiques, avec des formes cavernicoles spéciales; cinq genres sont cités, dont un endémique.

Les Cyclopides sont relativement mieux étudiés. Dans le phréatique nous avons récolté huit espèces endémiques formant quatre genres endémiques. Dans les eaux superficielles, libres, LINDBERG a signalé vingt-quatre espèces en douze genres; il existe d'autre part trois espèces muscicoles et deux espèces troglobies (1).

(1) BREHM a cité en outre un *Tropocyclops prasinus* qui n'est pas noté par LINDBERG

Source : MNHN, Paris

L'endémisme est à peine indiqué. Mais la faune africaine est trop mal connue pour que d'utiles comparaisons puissent être faites.

Ostracodes

Les Ostracodes malgaches n'ont été ni systématiquement récoltés, ni étudiés. Il existe au moins une espèce cavernicole.

Amphipodes

La faune d'Amphipodes est très pauvre. A part *Talitrus pacificus* Hurley, espèce indopacifique, aucun Amphipode n'est commun à Madagascar, aux Comores et aux Mascareignes. A Madagascar, on a signalé huit espèces dont une douteuse. Six sont endémiques et deux appartiennent à un genre de Gammarien hautement spécialisé, *Austroniphargus* Monod. Celui-ci, bien qu'aveugle, est un des seuls Gammariens à mœurs subterrestres, car l'une des espèces (*A. bryophilus* Monod) habite, en grand nombre, les coussinets de mousses dans les cunettes du pic Boby. Il circule activement dans les ruissellements qui emplissent ces cunettes pendant les pluies. Il ne saurait, comme on l'a cru, vivre normalement dans le domaine des fentes, la zone occupée n'en présentant pas.

La seconde espèce *A. Starmülhneri* Ruffo est crénophile à Fort-Dauphin.

Aux Comores on a décrit une espèce aveugle de *Hyale* Rathke, proche des *Hyale* Rathke de Zanzibar, peuplant les eaux souterraines. Le groupe n'a pas encore été trouvé à Madagascar.

Isopodes

Un très gros matériel est en cours d'étude, mais nous pouvons utiliser ici la liste publiée par Barnard en 1958. Selon cet auteur, on a signalé de Madagascar cinquante-deux espèces d'Oniscoïdes (auxquelles s'ajoutent deux espèces omises par cet auteur). Elles se répartissent en vingt quatre genres, ce qui indique une assez faible spéciation.

Les affinités de cette faune sont difficiles à établir dans l'état actuel, très imparfait, de nos connaissances sur la taxonomie des Isopodes terrestres. Tout au plus peut-on noter que les relations avec l'Afrique sont assez lointaines, bien que certains genres hautement spécialisés, tel *Akermania* Collinge, soient afro-malgaches.

Aucun Asellote n'a été encore rencontré, malgré la présence dans les terres de l'hémisphère austral du groupe des Phréatoicides.

Source : MNHN, Paris

Syncarides

Trois espèces de Parabathynelles sont connues du phréatique littoral, au point de contact des eaux douces et salées.

Décapodes

Les Décapodes dulcaquicoles malgaches comprennent d'une part des *Atyidæ*, avec une vingtaine d'espèces de *Caridina* M. E. en majorité endémiques et deux genres troglobies, *Typhlopatsa* Holth. et *Parisia* Holth.; des *Palæmonidæ*, à affinités orientales; les *Parastacidæ* avec une espèce endémique d'*Astacoides* Huxley représentée par plusieurs sous-espèces géographiques; enfin des Brachyoures, avec deux genres *Potamon* Sav. et *Hydrothelphusa* M. E. et d'assez nombreuses espèces.

MYRIAPODES

Une révision récente des Chilopodes a permis de reconnaître soixante-quatre espèces réparties en vingt-quatre genres. L'endémisme est très élevé, dépassant 80 p. 100 au niveau spécifique, mais est faible au niveau générique La spéciation est très marquée, avec six *Cryptops* Leach, huit *Mecistocephalus* Newp. et douze *Cormocephalus* Newp. (dont trois espèces montrent aussi une différenciation sensible au niveau subspécifique . Les affinités paraissent être australes, mais la répartition du groupe est encore mal connue dans le monde. Les espèces non endémiques appartiennent en général à des groupes anthropophiles.

Les Diplopodes malgaches n'ont pas été l'objet de révisions récentes; ils paraissent nombreux et variés, avec une série de Sphærothériidés, dont certains de très grande taille, et des Iulidés, également de grande taille.

Les Pénicillates, revus en 1950, comprennent un *Synxenidæ* non endémique et quatre *Polyxenidæ* dont trois endémiques.

Les Symphiles, relativement bien connus, comprennent dix-neuf espèces réparties en sept genres; la spéciation est très forte chez les *Hansenielln* Bagn. qui comptent onze espèces L'endémisme paraît accentué, mais le groupe est trop mal connu en dehors de Madagascar pour que l'on puisse en tirer des conclusions solides.

Les Pauropodes sont très richement représentés, puisque l'on en a signalé quatre-vingt-une espèces en douze genres. La spéciation est extrêmement forte dans le genre *Allopauropus* Berlese qui ne compte pas moins de cinquante-huit espèces; elle est faible chez les *Pauropus* Lubb. (huit espèces) et l'on ne connaît

Source : MNHN, Paris

qu'une ou, au plus, deux espèces de chacun des autres genres. La découverte récente d'un *Pauropus* Lubb. pigmenté présente un intérêt particulier.

L'endémisme est très fort, mais, comme pour les Symphiles, la portée de cet endémisme est difficile à établir.

ARACHNIDES

Scorpions

La faune des Scorpions malgaches est bien connue grâce aux travaux de L. Fage.

On a signalé sept genres dont six monotypiques et un représenté par six espèces. Parmi les genres monotypiques deux sont endémiques; une des espèces (*Isometrus maculatus* de G.) est pantropicale et une autre (*Uroplectes fisheri* Karsch) est représentée par une sous-espèce, vicariante de la forme type localisée dans l'Est africain.

La faune est donc très pauvre. Les affinités sont typiquement africaines, mais avec de remarquables lacunes (tel le genre est-africain *Parabuthus* Poc.). La spéciation est forte dans le genre endémique *Grosphus* Simon, où elle paraît du type géographique.

Pseudoscorpions

A peine étudiés, bien que très richement représentés dans l'Ile, les Pseudoscorpions malgaches ne sont connus à ce jour que par quatorze espèces dont cinq appartenant au genre *Anatemnus* Beier.

Les espèces (à l'exception de *Chelifer cancroides* L. cosmopolite) sont endémiques et deux genres monotypiques (*Paragarypus* Vachon et *Paracheiridium* Vachon) sont également endémiques.

Les affinités sont en partie africaines (*Metagoniochernes* Vachon et *Parolpium* Beier, en partie indopacifiques ou indo-malgaches, avec parfois dominance océanienne.

L'ampleur de l'endémisme est remarquable pour un groupe aussi aisément transporté.

Les quelques espèces connues des Comores, d'Aldabra, des Séchelles et de Maurice ne se retrouvent pas, semble-t-il, à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Aranéides

Depuis l'étude de J. MILLOT (1948), aucune publication importante n'a été consacrée aux Aranéides malgaches. Nous reprendrons donc simplement ici l'essentiel de cet exposé

L'ordre est connu par .

	espèces		espèces
Mygalomorphes	28	*Selenopidæ*	7
Araneomorphes		*Dysderidæ*	13
Dystenidæ	1	*Drassidæ*	7
Sicariidæ	4	*Pisauridæ*	11
Pholcidæ	40	*Lycosidæ*	9
Zodariidæ	2	*Oxyopidæ*	6
Hersiliidæ	6	*Salticidæ*	72
Theridiidæ	30	*Dinopidæ*	1
Micryphantidæ	3	*Uloboridæ*	2
Araneidæ	73	*Oecobiidæ*	1
Tetragnathidæ	7	*Eresidæ*	2
Archæidæ	6	*Zoropsidæ*	5
Thomisidæ	45	*Dyctinidæ*	1
Sparassidæ	32	*Filistatidæ*	2
Ctenidæ	7		

L'abondance des *Araneidæ* et des *Salticidæ* est caractéristique des régions tropicales.

L'endémisme est très élevé (26 Mygales sur 28, en 19 genres sur 23; 9 Gastéracanthes sur 12); les affinités sont africaines et, à un moindre degré, orientales

Parmi les formes orientales, signalons la tribu des *Bavieæ* (Salticides) répandus à Java, Sumatra, Ceylan, aux Indes, aux Séchelles et aux Mascareignes, atteignant l'Amérique du Sud et représentées par des genres malgaches caractéristiques (*Padilla* Peckh., *Goleta* Peckh.). Nous reviendrons sur cette distribution plus loin.

La faune est encore trop mal connue pour que nous puissions insister sur les lacunes.

Citons enfin un élément austral typique, le genre *Archæa* Berendt connu d'Australie, d'Afrique du Sud, de Madagascar et décrit à l'origine comme fossile de l'ambre de la Baltique.

Amblypyges

L'ordre est représenté par une espèce de *Charinus* Simon (*C. madagascariensis* Fage), proche d'espèces d'Afrique Orientale, découverte dans le Nord-Ouest dans les grottes de l'Ankara et retrouvée à Nosy Be et près de Majunga.

Source : MNHN, Paris

Une seconde espèce, distincte par l'armature des chélicères et des pattes mâchoires, vient d'être capturée dans la grotte du Pêcheur, dans les calcaires de la Montagne des Français.

Uropyges

Le genre *Schizomus* Cook est représenté à Madagascar aussi bien dans le milieu extérieur que dans les grottes (Andranoboka), mais les captures n'ont pas encore été étudiées.

Palpigrades

Ce petit ordre compte vingt espèces malgaches, dont neuf endémiques, réparties en trois genres. Ce chiffre est très élevé, vu le faible développement apparent de l'ordre jusqu'ici, et la spéciation du genre *Eukœnenia* Bœrn., avec seize espèces, soit 50 p. 100 des espèces connues à ce jour, est digne de remarque.

Opilions

L'ordre comprend soixante-neuf espèces malgaches réparties en vingt-quatre genres. Les espèces sont toutes endémiques; deux des genres ne sont pas endémiques.

Les formes malgaches se répartissent entre deux familles seulement, appartenant à un seul des trois sous-ordres connus.

La famille des *Triænonychidæ* est représentée par la sous-famille africaine des *Triænonychinæ* et la sous-famille australienne des *Triænobuninæ*.

La famille des *Phalangodidæ* est représentée par quatre sous-familles.

La spéciation est relativement accentuée chez les *Acrobiantes* Rœw., et surtout chez les *Triacumontia* Rœw.

Les deux genres non endémiques se retrouvent :

Biantes Simon, aux Indes, en Birmanie, à Sumatra, Pénang, aux Séchelles, à Maurice.

Acrobiantes Rœw., aux Indes, à Socotra.

Le genre *Hinzuanius* Karsch, africain, non connu de Madagascar, se retrouve aux Comores et à Maurice.

Acariens

Les Acariens, bien que récoltés activement au cours des dix dernières années, sont pratiquement inconnus encore.

Les *Opiloacaridæ* de l'ordre des *Notostigmata* ont été observés mais pas identifiés.

Source : MNHN, Paris

Une liste récente des *Mesostigmata* ne relève que dix espèces, dont quatre appartenant aux *Rhinonyssidæ*, proportion qui suffit à établir l'insuffisance de nos connaissances Beaucoup d'autres sont en cours d'étude

Le sous-ordre des *Ixodoidea* n'est connu que par dix-huit espèces. Celles-ci comprennent neuf espèces d'*Hæmaphysalis* Koch HOOGSTRAAL, *Bull. Mus. comp. Zool.*, III, 1953, p. 37-113) La spéciation des formes malgaches n'est pas sans intérêt car plus de la moitié — cinq — ont été obtenues sur *Centetidæ*. En dehors des *Hæmaphysalis* Koch on a signalé (1) un Argasidé, *Ornithodorus moubata* (Murr.), six Ixodidés, tous africains, appartenant aux genres *Aponomma* Neum., *Amblyomma* Koch, *Boophilus* Curtice et *Rhipicephalus* Koch et deux *Ixodes* Latr. endémiques.

Parmi les Thrombidiiformes, une place à part doit être faite aux Hydracariens. Bien qu'à peine connus, on en a déjà cité de l'Ile vingt-sept espèces étudiées par LUNDBLAD (1936) et WALTER et BADER (1953). Les endémiques paraissent très nombreux, mais le groupe est encore trop mal connu pour que l'on puisse en tirer des conclusions sérieuses. Les espèces se partagent entre les genres *Hydrachna* Muell. (3), *Limnochares* Latr. (2), *Hydrodroma* Koch (1), *Encentridophorus* Piersig (1), *Neumania* Forel (1), *Piona* Koch (4), *Allokrendowskia* Lundbl. (1), *Torrenticola* Piersig (2), *Limnesia* Koch (1), *Arrhenurus* Philippi (9) et *Atractides* Koch (1).

Chez les Sarcoptiformes, nous pouvons citer les *Analgesidæ* plumicoles et, avec le genre *Makialges* Gaud, des Lémuriens, les *Listrophoridæ* parasites de Lémuriens et de *Centetidæ*, les *Canestrinidæ* parasites de Coléoptères. Un *Myobiidæ* vient d'être découvert sur Chiroptères. Les Oribates, à peine connus, ont déjà fourni au Dr BALOGH plus de trente espèces avec plusieurs genres endémiques.

Les *Eriophyidæ* sont, d'après leurs galles, fréquents, mais n'ont jamais encore été étudiés; une seule espèce, cécidogène sur la vigne, paraît avoir été citée.

INSECTES

Ordre des **Protoures**

L'ordre est présent dans la Grande Ile, mais n'a pas encore été étudié, semble-t-il. Nous l'avons capturé sur les Hauts-Plateaux, en sol forestier, à Ambohimanga.

(1) En nous limitant aux espèces au moins naturalisées à Madagascar et en éliminant les espèces saisies à l'entrée sur du bétail importé

Source : MNHN, Paris

Ordre des **Collemboles**

Un très gros matériel a été récolté, mais seules quelques espèces ont été signalées jusqu'ici; ce sont surtout des xénophiles qui ont été étudiés.

Ordre des **Thysanoures**

Les Machilis ne sont représentés que par quelques espèces endémiques de *Machiloides* Silv.

Les Lépismes, variés, adaptés à des milieux divers, sont encore en cours d'étude.

Ordre des **Diploures**

Japygidea

Fig. 55. - *Heterojapyx pauliani* Pagès

Les espèces malgaches de ce sous-ordre sont encore en cours d'étude. Cependant on sait déjà que les *Projapygidæ* et les *Japygidæ* sont représentés, les premiers par les deux genres cosmopolites *Anajapyx* Silv et *Symphylurinus* Silv., les seconds par les genres *Parajapyx* Silv et *Grassjapyx* Silv. cosmopolites, les genres *Indjapyx* Silv., *Hapljapyx* Silv., et un genre endémique inédit, enfin par le genre *Heterojapyx* Verh. (fig. 55) qui renferme

Source : MNHN, Paris

Planche VII. *a* Cascade et pieds isolés de Tapias sur les Hauts-Plateaux; [illegible] lation de la prairie à *Aristida* [illegible] s Hauts-Plateaux

Source : MNHN, Paris

une espèce de très grande taille et dont la répartition est remarquable : une espèce géante du Pamir, quatre espèces d'Australie et une de Nouvelle-Zélande.

Campodeidæ

Huit espèces seulement ont été signalées; elles se répartissent entre les genres *Lepidocampa* Oud., *Campodea* Westw., *Campodella* Silv. et *Notocampa* Silv. et comprennent quatre espèces et un sous-genre, *Nesocampa* Condé (de *Notocampa* Silv.), endémiques.

Fig. 56. Larve d'*Euthyplocia* Eaton.

Les affinités sont asiatiques (*Campodea* [*Indocampa*] cf *greeni* Silv., *Lepidocampa* [*Paracampa*] *gravelyi* subsp *pectinata* Condé, forme endémique d'une espèce indienne). Le sous-genre *Indocampa* (qui groupe toutes les *Campodella* Silv.) est de type austral; le

Source : MNHN, Paris

sous-genre *Nesocampa* Condé (proche des *Natalocampa* Silv. d'Afrique du Sud) se retrouve en Australie, en Nouvelle-Zélande, au Chili et en Afrique du Sud.

Soulignons que les *Lepidocampa* Oud. et la plupart des *Indocampa* Silv., asiatiques, sont localisés dans la région malgache à des stations côtières où ils ont pu être importés.

Ordre des **Ephéméroptères**

L'ordre, en cours d'étude par Mme Fontaine, paraît relativement bien représenté. Cependant, à ce jour, n'ont été signalés que six genres : *Anagenesia* Eaton, *Bætis* Leach, *Chlœon* Lubbock, *Euthyplocia* Eaton (fig 56), *Atalophlebioides* Philips et *Prosopistoma* Latr. et une dizaine d'espèces.

La présence du genre *Anagenesia* Eaton, oriental, et du genre géant *Euthyplocia* Eaton, qui n'est connu, en dehors de Madagascar que par quatre espèces américaines, est remarquable. Les *Euthyplocia* Eaton sont localisés à la forêt de l'Est et sont fort abondants, au moins par place.

Le genre *Prosopistoma* Latr., connu aux Comores (Mohéli) par une espèce distincte, est répandu également, en altitude, de l'Andringitra jusqu'au Tsaratanàna. Il est très abondant par places

Malgré leur extension à Madagascar, ces deux genres n'y sont représentés que par une espèce chacun.

Ordre des **Odonates**

Anisoptères

Le sous-ordre, qui semble particulièrement bien connu, compte soixante-treize espèces malgaches dont trente-sept sont endémiques. L'endémisme est en réalité plus élevé qu'il ne paraîtrait à l'examen de ces chiffres car il existe des espèces représentées par une paire de sous-espèces, l'une africaine, l'autre malgache.

Sur trente-six genres, sept, ce qui est fort peu, sont endémiques.

On compte :

Genres à une espèce...	21
Genres à deux espèces	7
Genres à trois espèces..	3
Genres à quatre espèces	2
Genre à cinq espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genre à neuf espèces	1

Source : MNHN, Paris

Les affinités sont largement éthiopiennes, cependant, d'une part, le genre endémique *Nesocordulia* Mc Lachl. montre la formation de cinq espèces distinctes; d'autre part, les deux genres *Nesocordulia* Mc Lachl. et *Libellulosoma* Martin (ce dernier n'a cependant pas été retrouvé depuis sa découverte et son caractère malgache resterait douteux, de ce fait, pour le spécialiste FRASER) ont de très étroites analogies avec les genres sud-américains *Neocordulia* Selys et *Æschnosoma* Selys. La découverte récente au Congo-Belge (1958) d'un représentant du genre malgache *Malgassophlebia* Fraser, considéré jusqu'ici comme un endémique malgache, oblige cependant à n'interpréter ces distributions qu'avec prudence.

Zygoptères

Le sous-ordre compte cinq familles, seize genres (dont six endémiques) et soixante-douze espèces dont soixante-quatre endémiques. Il n'est pas sans intérêt de relever que les trois genres de *Megapodagriidæ* sont endémiques, tandis que les autres familles n'ont chacune, au maximum, qu'un genre endémique parmi plusieurs genres à plus vaste distribution.

La spéciation est remarquable dans les genres *Pseudagrion* Selys (non endémique, vingt-cinq espèces malgaches), *Nesolestes* Selys (endémique, onze espèces) et *Platycnemis* Burm. (non endémique, sept espèces malgaches).

La répartition des espèces de ces genres montre que si chaque secteur isolé présente des formes spéciales, une même station peut présenter deux ou plusieurs espèces congénériques exactement associées. Nous avons ainsi trouvé, ensemble, deux *Nesolestes* Selys dans un torrent de l'Andohahelo; dix *Pseudagrion* Selys coexistent à Ambodirafia; quatre *Platycnemis* Burm. à l'Analamazoatra

La distribution des espèces par genre donne le tableau suivant :

Genres à une espèce	5
Genres à deux espèces	5
Genres à quatre espèces	2
Genre à cinq espèces	1
Genre à huit espèces	1
Genre à onze espèces	1
Genre à vingt-cinq espèces	1

Notons un cas de doublet est-ouest : *Phaon rasoherinæ* Fraser de l'Ouest répond à *Phaon viridipennis* Burm. de l'Est Mais ce dernier se retrouve en Afrique, alors que *rasoherinæ* Fraser est un endémique.

Source : MNHN, Paris

L'absence, dans l'Ouest, d'une espèce afro-malgache et la formation dans cette région d'une espèce vicariante permettent de considérer *P. rasoherinæ* Fraser comme un dérivé secondaire de *P. viridipennis* Burm.

La répartition sur l'Ile des deux *Phaon* donne :

P. rasoherinæ : Haut-Sambirano; forêt de l'Ankarafantsika; Réserve Naturelle de Namoroka; Soalala; Antsingy de Morafenobe; Antsingy de Bekopaka.

P. viridipennis : Maroantsetra, Fénérive; Tamatave; Tampolo; Périnet; Vatomandry; Brickaville; Ambodirafia; Ifanadiana; Ivohibe.

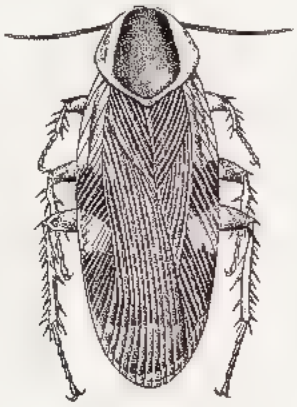


Fig. 57. — *Eustegasta amœna* Sauss (Blattodea)

Ordre des **Dictyoptères**

Blattodea

Environ trente quatre genres dont cinq sont endemiques; cent espèces dont quatre-vingt-seize endémiques. La spéciation ne paraît pas très poussée, bien que le groupe soit en grand besoin d'être revu sur des bases modernes. Cependant le genre endémique *Lobopteromorpha* Chop., décrit en 1952, ne renferme pas moins de cinq espèces du seul Mont Tsaratanàna, le genre *Elliptoblatta* Sauss. compte douze espèces, le genre *Theganopteryx* Brunner, huit espèces et le genre *Phyllodromia* Aud. Serv., sept espèces.

La répartition des espèces est la suivante :

Genres à une espèce	12
Genres à deux espèces	8
Genres à trois espèces	4

Source : MNHN, Paris

Genres à quatre espèces	3
Genres à cinq espèces . .	2
Genres à six espèces. .	2
Genre à sept espèces .	1
Genre à huit espèces...	1
Genre à douze espèces.....	1

Les affinités des Blattides malgaches sont impossibles à définir dans l'état actuel de nos connaissances, mais le nombre élevé d'espèces malgaches est digne de remarque. En fait un très important matériel est encore inétudié; son étude modifiera sans doute profondément ce tableau.

Signalons la présence de plusieurs espèces cavernicoles des genres *Nocticola* Bol. et *Typhloblattodes* Chopard.

Mantodea

Cinquante-sept espèces sont connues à ce jour (PAULIAN, 1957 à 1961) réparties en vingt-cinq genres dont treize endémiques. Des affinités évidentes s'établissent avec les faunes africaine (genres

Fig. 58. *Galepsus andriai* Paul (Mantodea)

Hoplocorypha Stal, *Telomantis* G.T., *Otomantis* Bol., *Idolomorpha* Burm., *Popa* Stal, *Polyspilota* Burm.), américaine (*Tisma* G.T.) et malaise (*Brancsikia* S. et Z.). Le développement des formes de petite taille appartenant aux *Iridopterygina* est remarquable. Le genre endémique *Tarachomantis* Brancs. donne un bon exemple de spéciation accentuée, avec neuf espèces différentes.

Source : MNHN, Paris

Les *Brancsikia* S. et Z. sont bien connues pour le mimétisme étonnant des femelles de deux espèces : avec leur pronotum largement aplati, à bords déchiquetés et leurs appendices à lobes foliacés, elles ressemblent étonnamment à des feuilles mortes.

Un sous-genre endémique spécial, *Chopardempusa* Paul. renferme une espèce d'Empuse à ♀ aptère, caractère jusqu'ici inconnu ailleurs dans le genre.

La répartition de détail de ces espèces fait très nettement apparaître l'existence d'espèces du domaine de l'Est et d'espèces du domaine de l'Ouest. Peu d'espèces paraissent cependant étroitement localisées et on ne constate pas la spéciation par vicariance géographique que l'on connaît pour d'autres groupes.

Ordre des **Isoptères**

Les observations ci-dessous nous ont été essentiellement fournies par EMERSON *in litt.* Elles complètent et modifient les conclusions de CACHAN.

L'ordre comprend soixante-six-sept espèces dont quatre non endémiques, réparties en dix-sept genres dont deux endémiques.

Le genre *Microcerotermes* Silv. groupe quinze espèces, le genre *Nasutitermes* Dudl. dix espèces, les autres genres ne comprennent chacun qu'un faible nombre d'espèces.

La spéciation est du type géographique plutôt qu'écologique.

Les affinités sont nettement africaines, cependant EMERSON signale que l'*Eutermes milloti* Cachan représente en réalité un nouveau genre (*Malagasitermes* EMERSON *in litt.*) à affinités asiatiques. Des affinités orientales sont manifestes sans être dominantes pour les espèces importées à Madagascar; en fait ces espèces se répartissent entre l'Afrique (2) et l'Asie (1).

Notons que, d'après BÜCHLI, *in litt.*, certains *Neotermes* Holmgr. sont parasités par le genre de Champignons *Antennopsis* Heim et Buchli, connu jusqu'ici seulement de France.

Ordre des **Zoraptères**

L'ordre, représenté dans toutes les régions chaudes du globe par le genre *Zorotypus* Silv., comprend une espèce endémique de Madagascar. Il est connu des Mascareignes par une espèce endémique de Maurice.

Ordre des **Plécoptères**

Un genre malgache endémique comprenant deux sous-genres et une douzaine d'espèces toutes orophiles et montrant — comme dans

Source : MNHN, Paris

toute l'aire de l'ordre une remarquable spéciation géographique, mais avec parfois des espèces sympatriques. Le genre *Madenemura* Paulian est d'affinités nettement australes et proche de genres sud-africains.

Ordre des **Chéleutoptères**

L'ordre compte environ quatre-vingts espèces, toutes endémiques (sauf *Sipyloidea sipylus* Westw., espèce javanaise récemment découverte sur les Hauts-Plateaux et sur la côte Est) Quinze genres sur vingt sont endémiques et plusieurs montrent une remarquable spéciation : *Antongilia* Redt. (onze espèces), *Orobia* Stal (treize espèces), *Achrioptera* Cocq. (six espèces), *Parectatosoma* W.M. (six espèces).

La répartition extra-malgache des divers genres n'est pas sans intérêt.

Notons tout d'abord la présence d'éléments australo-malayo-malgaches : la sous-famille des *Heteropteryginæ* dont trois tribus sont austro-orientales, et la quatrième malgache; la sous-famille des *Podacanthinæ* avec une tribu malgache et mascareigne et une tribu austro-orientale.

D'autres formes orientales, telles les Phyllies ou les *Platycraninæ*, atteignent Séchelles et Mascareignes, mais pas Madagascar

Quelques groupes ont des affinités néotropicales : les *Cladoxerini* avec le genre malgache *Parabactridium* Redt. On y a souvent placé les *Orobia* Stal, mais Günther les sépare des *Pygirhynchinæ* sud-américains. On peut y rattacher aussi les *Prisopini*, avec les genres malgaches *Pseudoleosthenes* Redt., *Xerantherix* Brancs., *Damasippoides* Brancs., mais la tribu comporte aussi un genre de Bornéo.

Les autres genres se rattachent à des groupes typiquement éthiopiens, parfois étendus secondairement à la région orientale.

Soulignons que, tandis que l'on connaît quelque treize cents espèces de Phasmides malayo-papous, on n'en a guère décrit que deux cents espèces de toute la région éthiopienne, dont près de cent sont exclusivement malgaches.

Mais un important matériel est en cours d'étude et ces conclusions devront sans doute être revues avec la description de nombreuses formes nouvelles.

Source : MNHN, Paris

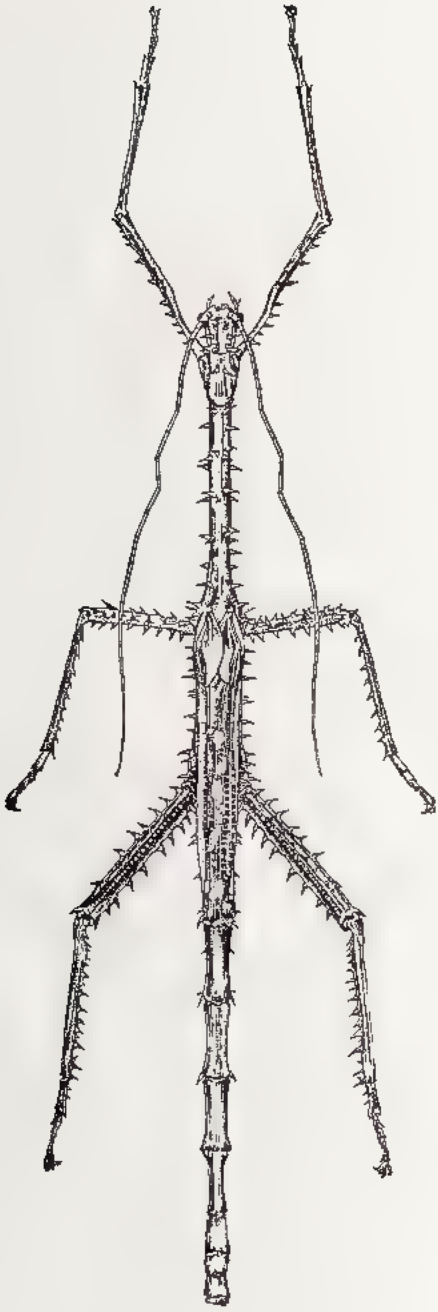


Fig 59. — *Achrioptera fallax* Redt. (Phasmatodea), ♂

Source : MNHN, Paris

Ordre des **Orthoptères**

Gryllacrididæ

Trente espèces endémiques sont connues, réparties en treize genres dont trois endémiques, quatorze espèces appartiennent au grand genre *Gryllacris* A.S. Les affinités orientales du groupe sont évidentes

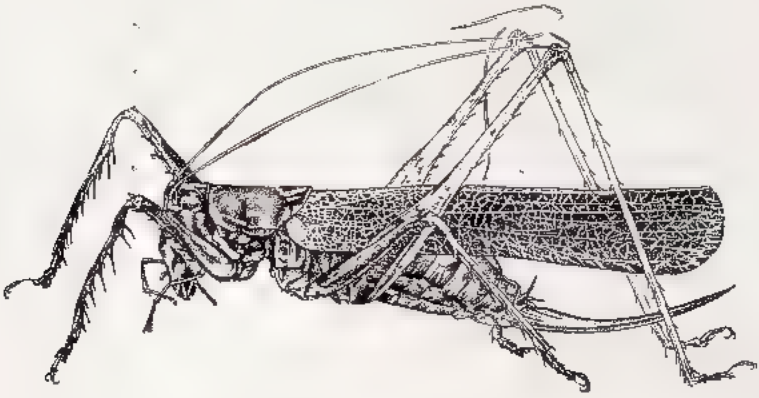


Fig 60. *Hexacentrus citrosceloides* Karny (Orthoptère)

Tettigoniidæ

Cinquante-quatre genres dont quarante-cinq endémiques; quatre-vingt-treize espèces endémiques et une africaine. Le genre *Odontolakis* Redt. comprend, en effet, en dehors des espèces malgaches,

Fig 61 *Odontopus zonatus* Brongn. (Orthoptère)

une espèce des Comores et d'Afrique Orientale. La spéciation est peu poussée, sauf dans le genre *Odontolakis* Redt. avec treize espèces et dans le genre *Dicranacrus* Redt. avec six espèces. Plusieurs espèces des genres *Odontolakis* Redt. et voisins vivent exclusivement à l'aisselle des feuilles de *Ravenala*, de *Pandanus* ou

Source : MNHN, Paris

de *Typhonodorum*. Les affinités de la famille sont australo-orientales mais le genre *Diplophyllus* Sauss. serait américain, et le

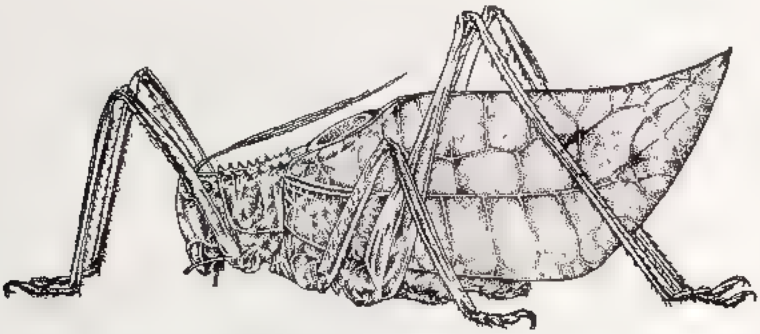


Fig. 62. — *Simodera acutifolia* Br. (Orthoptère)

genre *Æthiomerus* Redt. comprend une espèce de Zanzibar et deux espèces malgaches.

Fig. 63. — *Pseudorhynchus hastifer* Sch. (Orthoptère)

Conocephalidæ

La famille paraît bien représentée à Madagascar.

Fig. 64. — *Geloius finoti* Bol. (Orthoptère)

Source : MNHN, Paris

Grylloidea

La superfamille, en cours d'étude, est très richement représentée à Madagascar.

Tridactyloidea

Quelques *Tridactylidæ* sont connus de Madagascar.

Acridoidea

Les *Acrididæ* (y compris les *Eumastacidæ*) étant en cours de revision par le Dr Dirsch, et le matériel étudié renfermant de très nombreuses espèces et genres nouveaux, il paraît préférable de ne pas discuter ici des affinités et de la composition de la famille.

Rappelons seulement qu'à ce jour la petite famille des *Eumastacidæ* compte vingt-quatre espèces, toutes endémiques, réparties en douze genres dont neuf sont endémiques. Les affinités en sont strictement africaines. Aucun genre ne montre de spéciation accentuée, la répartition des espèces étant la suivante :

Genres à quatre espèces	2
Genre à trois espèces	1
Genres à deux espèces	2
Genres à une espèce	9

La spéciation semble nettement géographique, mais la famille est trop mal connue pour que l'on puisse en tirer des conclusions valables. A noter la fréquence des formes aptères.

Tetrigidæ

Quarante-quatre espèces, dont quarante-deux endémiques; elles se répartissent en vingt neuf genres dont seize endémiques. La spéciation est très faible, aucun genre ne groupant plus de trois espèces et vingt genres étant monotypiques. Les affinités sont indo-africaines (cf. p 376).

Ordre des **Embioptères**

Il est remarquable de constater que malgré les récentes recherches sur place du spécialiste américain E.S. Ross, l'ordre, bien connu en Afrique, n'est représenté à Madagascar que par quatre espèces plus ou moins cosmopolites, anthropophiles et manifestement importées. Ces espèces ont sans doute été introduites il y a assez longtemps; leur vaste distribution sporadique dans l'Ile

Source : MNHN, Paris

souligne l'ampleur des mouvements migratoires internes des Malgaches, par qui elles ont été transportées.

Ordre des **Dermaptères**

Quarante-cinq espèces, distribuées en vingt et un genres. La répartition par genre se présente comme suit :

Genre à sept espèces	1
Genre à six espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genres à trois espèces	3
Genres à deux espèces	3
Genres à une espèce	12

Malgré la différenciation spécifique accentuée du genre *Chætospania* Karsch, les sept espèces de ce genre paraissent en général assez largement distribuées dans l'Ile.

Fig. 65. — *Emboros diversus* Hincks (Dermaptère).

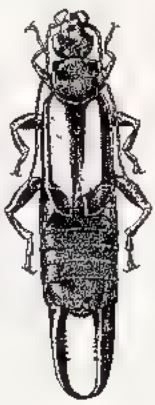


Fig. 66. — *Chelisoches chopardi* Hincks (Dermaptère)

Dix espèces sont cosmopolites ou pantropicales, ce qui est normal dans ce groupe; trente-deux espèces sont endémiques; les autres sont africaines (trois espèces). Mais dans certains genres les affinités asiatiques paraissent dominantes (*Emboros* Burr., fig. 65).

Une série d'espèces vivent à l'aisselle des feuilles engaînantes de Monocotylédones, en particulier *Chelisoches chopardi* Hincks, *Anchenomus longiforceps* Karsch.

Source : MNHN, Paris

Deux espèces d'*Euborellia* Burr. et le *Thalperus hova* Bormans (fig. 66) sont nettement xénophiles et ont été trouvées à plusieurs reprises dans des nids d'*Ardeidæ* sur les Hauts-Plateaux.

Ordre des **Coleoptères**

L'ordre des Coléoptères a été particulièrement bien étudié à Madagascar et dispose de plus d'ouvrages de référence que la plupart des autres ordres d'Insectes. Il est donc possible de dresser un tableau particulièrement précis de la composition de la faune malgache. Nous avons adopté en général, ci-dessous, la disposition taxonomique proposée par CROWSON.

Cupedidæ

Petite famille qui compte deux espèces malgaches, endémiques, du genre indo-africano-américain *Cupes* F.

Fig. 67. — *Rhizodes canaliculatus* Fairm. (*Rhizodidæ*)

Rhizodidæ

Petite famille dont on connaît trois espèces malgaches (deux endémiques et une se retrouvant aux Comores), du genre cosmopolite, mais surtout tropical, *Rhizodes* Dalm. (fig. 67).

Source : MNHN, Paris

Paussidæ

Six genres dont trois endémiques, les autres africains.

Trente-six espèces endémiques, avec très nette spéciation chez *Paussus* L. (vingt et une espèces et *Paussomorphus* Raffr. (sept espèces). La spéciation des *Paussus* L. est d'autant plus marquée qu'elle se produit à l'intérieur d'un seul des sous-genres, le sous-genre *Scaphipaussus* Jeann et que l'un des groupes d'espèces de ce sous-genre ne renferme pas moins de sept espèces.

Oxænidæ

Deux genres dont un endémique dérivant du genre indo-africano-malgache *Pseudoxæna* Cast. Dix espèces endémiques, connues surtout, mais non exclusivement, de l'Est.

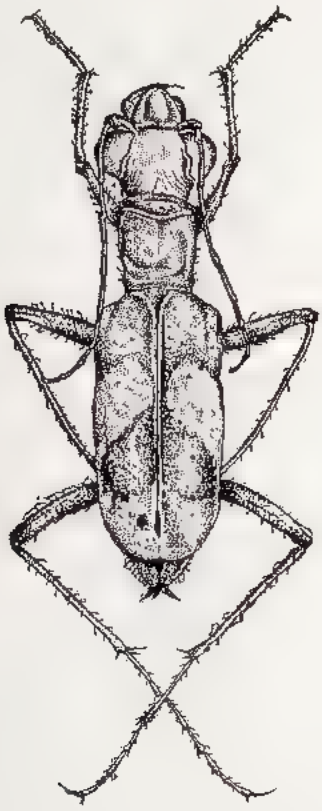


Fig. 68. *Peridexia fulvipes* Dej. (*Cicindelidæ*)

Carabidæ

Nous avons, pour des raisons de commodité, conservé aux *Caraboidea simplicia* et *limbata* de JEANNEL la désignation

Source : MNHN, Paris

commune de *Carabidæ*, sans contester pour cela la validité des divisions de la famille établies par cet auteur.

L'ensemble ainsi isolé groupe à ce jour mille cent espèces dont mille vingt-quatre sont endémiques Les formes non endémiques étant, soit des espèces ripicoles ou palustres, soit des espèces nettement anthropophiles, soit encore des espèces, très peu nombreuses il est vrai, se retrouvant aux Mascareignes.

L'endémisme générique est bien entendu moins marqué que l'endémisme spécifique, il atteint cependant 30 p. 100 (soixante-treize genres endémiques sur deux cent dix neuf connus de l'Ile).

Les genres non endémiques sont en majorité africains; quelques-uns sont orientaux; enfin les *Pogonostoma* Kl et les *Halocrepis* Jean. ont des affinités néotropicales.

La spéciation est très poussée, surtout dans les genres endémiques (chez les genres proches de *Colpodes* Mac L. par exemple) L'éclatement systématique se situe par contre à l'échelon générique chez les *Scaritidæ*.

Dans de nombreux cas la spéciation provoque l'apparition de séries d'espèces sympatriques.

Chez les *Carabidæ* comme dans la plupart des autres groupes, la spéciation ne s'accompagne que rarement de la formation de ce que l'on pourrait considérer comme des vicariants géographiques. Un cas pourtant nous est donné par le *Pogonostoma cyanescens* Kl qui oppose à la forme type, orientale, trois races localisées dans l'Ouest. D'autres Pogonostomes, nous le verrons, présentent des images analogues.

Les *Carabidæ* ayant été particulièrement étudiés par les divers auteurs, et en particulier par JEANNEL, il nous a paru inutile de nous appesantir sur eux.

Haliplidæ

La famille ne comprend que cinq espèces endémiques appartenant à deux genres à vaste répartition.

Dytiscidæ

Nous gardons à cette famille son extension ancienne. Elle est encore imparfaitement connue. On a décrit cent soixante-deux espèces réparties en trente et un genres et de nombreux sous-genres. L'endémisme est difficile à apprécier, la faune éthiopienne étant encore mal connue, mais il est certainement élevé.

Source : MNHN, Paris

La répartition des espèces par genre est fort intéressante; elle donne :

Genres à une espèce	9
Genres à deux espèces	5
Genres à trois espèces .	3
Genres à quatre espèces	2
Genre à cinq espèces .	1
Genres à six espèces	3
Genre à sept espèces	1
Genres à neuf espèces	2
Genre à treize espèces .	1
Genre à quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces . .	1
Genre à seize espèces	1
Genre à vingt espèces .	1

La spéciation est donc très accentuée puisque 48 p. 100 des espèces appartiennent à des genres groupant plus de dix espèces. Les genres polyspécifiques sont les genres *Hyphydrus* Ill., *Hydrovatus* Motsch., *Copelatus* Er., *Hydaticus* Leach et *Laccophilus* Leach, genres très polyspécifiques en général. Seul le genre *Laccophilus* Leach paraît dépasser, à Madagascar, son degré habituel de pulvérisation.

Gyrinidæ

La famille comprend trente et une espèces réparties en cinq genres, dont le genre endémique, apparemment très primitif, *Heterogyrus* Legros.

Dix-huit espèces relèvent du genre *Orectogyrus* Rég. où une spéciation géographique assez nette s'annonce.

Sphæriidæ

Une espèce endémique du genre *Sphærius* Walth., cosmopolite.

Hydroscaphidæ

Une espèce endémique du genre holarctique *Hydroscapha* Lec.

Hydrænidæ

Quelques espèces en cours d'étude.

Georyssidæ

Petite famille comprenant six espèces malgaches du genre mondial (sauf l'Australie) *Georyssus* Latr.

Source : MNHN, Paris

Planche VIII. — *a*. Termitières de *Coarctotermes clepsydra* sur les Plateaux au sud d'Ambalavao;

b. Savane à Rôniers sur les Pentes Occidentales (Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Hydrophilidæ

Famille richement représentée, mais en cours d'étude et dont rien de précis ne peut être dégagé.

Histeridæ

Nous rattachons à cette famille, comme sous-famille, le groupe des *Niponiinæ*, souvent considéré comme formant une famille distincte et propre jusqu'ici à l'Asie des Moussons. Une espèce a été récemment découverte à Madagascar et est encore inédite

En dehors du *Niponiinæ*, les Histérides malgaches groupent soixante-treize espèces dont soixante-huit endémiques, réparties en dix-huit genres dont six endémiques

La répartition par genres donne :

Genres à une espèce	8
Genres à deux espèces	2
Genre à trois espèces	1
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genres à six espèces	2
Genres à neuf espèces .	2
Genre à dix-sept espèces	1

Les genres endémiques sont en majorité monotypiques, cependant *Asolenus* Lewis compte six espèces et *Notolister* Lewis cinq espèces, d'ailleurs assez proches. Il vaut peut-être la peine de signaler que le genre à la spéciation la plus accentuée (*Diaphorus* Mars.) qui compte dix-sept espèces, est lié aux écorces pourries; les genres nécrophages (*Saprinus* Er. et *Hister* L.), malgré leur variété dans le monde, ne comptent que relativement peu d'espèces.

Trichopterygidæ

Famille qui paraît bien représentée à Madagascar, mais dont une seule espèce, appartenant au genre cosmopolite *Acrotrichis* Motsch., a été décrite jusqu'ici.

Liodidæ

Deux espèces ont été décrites de Madagascar dans le genre *Eustadia*, qui constitue à lui seul la tribu des *Eustadiini*, connue en outre par deux espèces du Natal.

Source : MNHN, Paris

Scydmænidæ

Famille bien représentée à Madagascar, mais à peine étudiée à ce jour (1).

Deux genres cosmopolites ont été signalés, *Stenichnus* Thoms., avec six espèces endémiques et *Scydmænus* Latr., avec dix espèces endémiques. Les *Cephenniini* paraissent particulièrement variés, avec au moins vingt-quatre especes du genre *Cephennomicrus* Reitt. (BESUCHET *in litt*).

Silphidæ

La famille n'est représentée que par une seule espèce, rare, localisée à des stations isolées des zones boisées de l'Est et du Centre-Est, *Silpha metallescens* Fairm., dont PORTEVIN a fait le type du sous-genre *Silphosoma* Port. endémique de la Grande Ile. Le genre *Silpha* L., au sens large, est cosmopolite et les affinités de l'espèce malgache incertaines. La rareté de l'espèce malgache est digne de remarque car le genre est, en général, formé d'espèces communes.

Scaphidiidæ

Famille assez richement représentée à Madagascar, encore mal connue. Une cinquantaine d'espèces ont été décrites en cinq genres : *Antongilium* Pic, *Scaphidiolum* Pic, *Scaphidium* Ol., *Scaphosoma* Leach et *Vituratella* Reitt., les deux genres *Scaphidium* Pic et *Scaphosoma* Ol étant de loin les plus variés. Toutes les espèces sont endémiques.

Les affinités sont africaines et orientales.

Staphylinidæ

La famille est en cours de revision et est très imparfaitement connue. La position de nombreuses espèces est douteuse, et leur identité incertaine. Trois cent trente-cinq espèces ont été reconnues. Elles se répartissent en quatre-vingt-seize genres.

L'endémisme paraît en réalité très marqué, mais ne saurait être chiffré actuellement

Plusieurs centaines d'espèces nouvelles, dont une longue série d'endogées, doivent prochainement être décrites.

---

(1) Un très gros matériel de formes endogées est en cours d'étude auprès des Drs Cauchois et Franz.

Source : MNHN, Paris

Pselaphidæ

Famille encore assez mal connue, groupant trois cent vingt-trois espèces dont trois cent vingt et une endémiques; groupées en quatre-vingt-dix-neuf genres dont soixante-dix-neuf endémiques. La spéciation est rarement très développée, cependant le genre *Rabyxis* Raffr. groupe quarante-trois espèces malgaches et une espèce comorienne, le genre endémique *Ranavala* Jeann., vingt espèces, et le genre africano-malgache *Reichenbachella* Jeann., dix-neuf espèces malgaches.

Les affinités dominantes sont sud-africaines

En excluant les *Clavigerinæ*, la répartition des espèces par genre donne :

Genres à une espèce	33
Genres à deux espèces	9
Genres à trois espèces	8
Genres à quatre espèces	4
Genres à cinq espèces	3
Genre à six espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genres à huit espèces	2
Genres à neuf espèces	4
Genre à dix espèces	1
Genre à treize espèces	1
Genre à dix-neuf espèces	1
Genre à vingt espèces	1
Genre à quarante-trois espèces	1

La répartition des espèces de *Clavigerinæ* est sensiblement différente. Ce groupe myrmécophile présente à Madagascar une extraordinaire diversification. Sur douze tribus connues, sept sont représentées à Madagascar, quatre étant endémiques Cette remarquable multiplication doit avoir une origine écologique Elle ne peut tenir à la variété de Formicides connue de l'Ile étant donné qu'une même fourmilière renferme parfois une longue série d'espèces différentes (jusqu'à dix ou douze). On évoque la multiplication des espèces de Staphylinides inféodés aux *Anomma* Schuck (PAULIAN, 1947). Les espèces malgaches de Clavigérides, au nombre de quarante-sept, se répartissent en vingt-neuf genres, comme suit :

Genres à une espèce	18
Genres à deux espèces	7
Genres à trois espèces	2
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1

La diversification se situe donc, ici, bien plus à l'échelon générique qu'à l'échelon spécifique.

Source : MNHN, Paris

Lucanidæ

Quelques espèces, dont une appartenant au genre *Prosopocœlus* Hope, avec une forme vicariante aux Comores, et plusieurs espèces du groupe des *Figulini*, encore mal connues Toutes endémiques.

Passalidæ

Famille représentée par neuf espèces endémiques appartenant à six genres endémiques, très homogènes, se rattachant à la tribu, africaine, des *Solenocyclinæ*.

Acanthoceridæ

Deux genres, africain ou africano-indien : *Synarmostes* Germar et *Philharmostes* Kolbe, le premier avec trois et le second avec dix espèces endémiques. Une espèce au moins est termitophile. La spéciation malgache du genre *Philharmostes* Kolbe est considérablement plus poussée que celle des formes africaines, mais la famille est représentée en Afrique par un nombre de genres plus élevé.

Trogidæ

Quatre espèces du genre *Trox* F., dont trois endémiques appartenant à deux groupes différents, et une africaine. Les espèces endémiques sont rares toutes trois

Hybosoridæ

Une espèce pantropicale, du genre *Hybosorus* MacL ; deux espèces endémiques et une atteignant les Comores, les Glorieuses et les Séchelles, et représentée par des sous-espèces en Afrique Continentale, du genre *Phæochrous* Cast., répandu dans la zone indo-africaine

Scarabæidæ

Famille très diversifiée dont il est utile d'examiner successivement les sous-familles.

Scarabæinæ. Environ cent vingt-sept espèces réparties en onze genres dont neuf endémiques. L'endémisme est très marqué car les genres sont très tranchés. Une série de genres endémiques monotypiques; six genres endémiques montrant une très forte spéciation, non géographique. Ainsi pour le complexe *Epilissus* Blanch. (six genres) trente-cinq espèces sont connues de Maroantsetra : Ambohitsitondroina. Les affinités sont africaines ou australes.

Source : MNHN, Paris

Belohininæ. Endémique avec un genre monotypique de l'Extrême-Sud.

Aulonocneminæ. Africano-malgache, mais avec une vingtaine d'espèces malgaches et deux africaines en un genre.

Aphodiinæ. Trente-huit espèces, dont vingt-deux endémiques décrites (et plusieurs espèces inédites) en douze genres dont trois monotypiques endémiques très caractérisés (*Dialytoderus* Kosh., *Rhyssemorphus* Clouet, *Ankaratrotrox* Paul). Les affinités sont nettement australes (*Rhyssemus* Muls., *Euparia* L. et S., *Saprosites* Redt., *Atænius* Har.) ou indo-pacifiques (*Ryparus* Westw.), voire inabrésiennes (*Didactylia* d'Orb.). L'endémisme est remarquablement peu élevé.

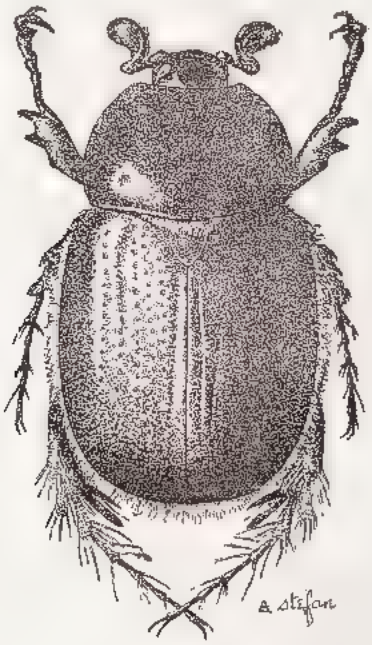


Fig. 69. — *Toxophyllus bouvieri* Fairm. (*Dynastinæ*)

Ochodæinæ. Sept espèces appartenant à un genre cosmopolite et un genre endémique. Mal connue car les espèces sont toujours rares.

Orphninæ. Trois genres, dont deux endémiques, et un afro-malgache. Le genre endémique *Triodontus* Westw. groupe cinq espèces; les deux autres sont représentés l'un par une, l'autre par deux espèces. Quelques espèces inédites existent dans les collections.

Dynastinæ. Douze genres dont huit endémiques (en y comptant le genre *Lonchotus* Burm. qui possède une espèce à Astove et une

Source : MNHN, Paris

récemment décrite aux Comores). Environ cinquante-cinq espèces dont quatre seulement ne sont pas endémiques mais se retrouvent en Afrique.

La distribution des espèces n'est pas sans intérêt.

Le genre *Hexodon* Ol., avec douze espèces, est, avec le genre *Hemicyrtus* Reiche de Nouvelle-Calédonie, le seul représentant d'une tribu spéciale, les *Hemicyrtini*. Il vaut de signaler que la morphologie larvaire des *Hexodon*, assez banale, ne répond pas à ce que l'on pourrait attendre de leur remarquable morphologie imaginale.

La tribu des *Oryctini* comprend deux genres endémiques, monotypiques (*Torophyllus* Fairm. [fig. 69], et *Parisomorphus* Schauf.), trois genres endémiques groupant deux ou trois espèces, un genre sub-endémique (*Lonchotus* Burm.) avec neuf espèces connues et plusieurs espèces inédites; enfin trois genres africains ou indo-africains avec plusieurs espèces malgaches.

La tribu des *Phileurini*, enfin, comprend deux genres, un endémique avec quatre espèces (*Hovaphileurus* Arr.) et un africain (*Rhizoplatys* Westw.) avec une espèce malgache et une espèce comorienne. Notons en passant que les *Phileurini* sont mal représentés en Afrique et sont nettement néotropicaux.

Rutelinæ. Très mal représentée à Madagascar, la sous-famille comprend quatre genres, trois endémiques : *Adorodocia* Brenske avec une espèce, *Paradorodocia* Machatschke avec deux espèces, *Metadorodocia* Machatschke, avec une espèce; un genre largement paléotropical, *Adoretus* Cast., avec vingt-sept espèces, toutes endémiques (1). Les genres endémiques dérivent d'*Adoretus* Cast., mais présentent un ensemble de caractères anciens, plésiomorphes. Machatschke retient également comme caractère ancien le petit nombre d'espèces de chaque genre et conclut que Madagascar faisait partie du centre de spécialisation des *Adoretini*.

Hopliinæ. Plus de deux cents espèces sont connues de Madagascar, qui est ainsi la région la plus riche de toutes en Hopliines. Une révision de ces espèces est en cours de publication. La spéciation, très intense, n'est pas du type géographique et beaucoup de formes sont sympatriques.

Melolonthinæ. Les *Sericini* comptent vingt-huit genres dont vingt et un endémiques, et quatre-vingt-douze espèces toutes endémiques. Les genres endémiques monotypiques sont très nombreux : vingt

(1) Nous prenons ici ce genre à son sens large, sans nous arrêter aux genres et sous-genres proposés, entre autres, par Ohaus, car la valeur de ces coupes est encore incertaine.

Source : MNHN, Paris

Un genre endémique (*Comaseria* Brenske) renferme vingt et une espèces.

La répartition de plusieurs genres mérite d'être citée. Ainsi les genres *Autoserica* Brenske et *Trochalus* Cast. ne comptent chacun qu'une espèce malgache contre respectivement cent quatre-vingt-dix-sept et cinquante-quatre espèces africaines. Le genre *Hyposerica* Brenske avec trente espèces malgaches possède un représentant à Bornéo. Enfin le genre *Ablabera* Er., avec trois espèces malgaches et une espèce comorienne, montre deux espèces d'Afrique Centrale et trente et une espèces d'Afrique du Sud. Ceci évoque les *Hoplinæ*, également très abondants en Afrique du Sud et pratiquement absents d'Afrique Centrale.

Les *Pachydemini* sont représentés par trois genres endémiques comprenant respectivement une, deux et trois espèces. Le groupe est à nette répartition bipolaire, avec une série de formes sud-africaines.

Les *Melolonthini*, qui ont été l'objet d'une révision récente de Ph Dewailly, comptent vingt-huit genres dont vingt quatre sont endémiques et un (*Hoplochelus* Blanch.) n'est connu, hors de Madagascar, que par une unique espèce de Rodriguez; trois (*Encya* Blanch. avec soixante et une espèces, *Enaria* Er. avec trente-sept espèces et *Empecta* Er. avec trente espèces) montrent une remarquable spéciation. Deux cent vingt espèces, toutes endémiques.

La répartition des espèces est la suivante :

Genres à une espèce	8
Genres à deux espèces	6
Genres à quatre espèces	4
Genres à cinq espèces	2
Genre à sept espèces	1
Genre à huit espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genre à trente espèces	1
Genre à trente sept espèces	1
Genre à soixante et une espèces	1

Un genre, africain et malgache (*Eulepida* Kolbe), possède une espèce aux Comores, comme le genre endémique *Encya* Blanch. Un groupe d'espèces est si spécialisé qu'il a fallu créer pour elles une sous-tribu endémique, les *Enariina*.

Valginæ. Assez bien représentée en Asie, mais pauvre en espèces africaines, la sous-famille ne comprend qu'un genre endémique (*Valgoides* Fairm.) avec deux espèces.

Source : MNHN, Paris

Cetoniinæ. La totalité des Cétoines malgaches sont classées dans la tribu des *Coptomiini* qui est endémique, mais de valeur douteuse, la systématique générale de la sous-famille étant très superficielle.

On compte cinquante-quatre genres (dont vingt-trois monotypiques) et environ deux cent quatre-vingts espèces. Deux genres (*Doryscelis* Burm. et *Lophogastra* Fairm.) possèdent en outre une espèce aux Comores.

Les genres *Coptomia* Burm. et *Pygora* Burm. montrent une spéciation très poussée, le premier présentant une spéciation géographique typique, chaque montagne abritant des formes spéciales.

Il est intéressant de noter que le genre africain *Mausoleopsis* Lansb. a pénétré aux Comores et à l'île Europa, mais pas à Madagascar. De même, le genre asiatique *Protætia* Burm. atteint les Mascareignes, mais pas Madagascar.

Clambidæ

Famille non encore signalée de Madagascar, mais à laquelle se rattachent des espèces en cours d'étude.

Eucinetidæ

Cette famille, connue de la région holarctique, de Madagascar, d'Afrique, d'Argentine et de Nouvelle-Zélande, n'est représentée à Madagascar que par deux espèces d'*Eucinetus* Germ.

Helodidæ

Famille encore très mal connue. On a décrit soixante-quinze espèces, toutes endémiques, réparties en douze genres dont huit endémiques.

La plupart des genres endémiques sont monotypiques, cependant *Hovactyla* Fairm. a deux espèces, *Stenactyla* Fairm. trois espèces et *Dæmon* Cast. trente quatre espèces.

Les genres non endémiques sont cosmopolites.

Dascillidæ

Deux espèces seulement semblent avoir été décrites, toutes deux endémiques. L'une appartient au genre sud-africain et chinois *Therius* Guér., l'autre au genre oriental *Paralichas* White.

Ptilodactylidæ

La famille vient d'être découverte, à l'état larvaire, par H. Bertrand.

Source : MNHN, Paris

Heteroceridæ

Le genre mondial *Heterocerus* F. est représenté par huit espèces malgaches dont sept endémiques et une africaine. Cela constitue un chiffre assez élevé par rapport à la faune mondiale.

Limnichidæ

Petite famille, très mal connue, comprenant cinq espèces endémiques de *Limnichus* Latr., genre à vaste répartition mais inconnu, semble-t-il, d'Afrique continentale, et une espèce endémique de *Pelocherops* Pic.

Dryopidæ

Petite famille encore assez mal connue; on y range neuf espèces endémiques, réparties en deux genres. Le genre *Sostea* Pasc. comprend, avec une espèce malgache, une série d'espèces indo-malaises, toutes paraissent terrestres. Le genre cosmopolite *Dryops* Ol. a huit espèces endémiques.

Elmidæ

Famille encore très mal connue, groupant onze genres, dont trois endémiques, et quarante trois espèces toutes endémiques. Le genre *Elmidiola* Fairm., endémique, est remarquable par sa forte spéciation (quatorze espèces). Les affinités géographiques ne sont pas sans intérêt, mais ne doivent être acceptées qu'avec d'expresses réserves car la systématique des genres est encore incertaine. Citons cependant le genre *Hydrethus* Fairm., avec une espèce malgache et une espèce australienne; les genres *Potamodytes* Grouv., *Helminthocharis* Grouv., *Lophelmis* Fairm. et *Pachelmis* Fairm. avec une ou plusieurs espèces malgaches (le genre *Pachelmis* Fairm. compte huit especes malgaches) et chacun une espèce du Kilimandjaro; le genre *Limnius* Er., avec cinq espèces malgaches, est connu de la région holarctique et d'Australie.

Buprestidæ

Famille insuffisamment connue, à la fois par suite des conceptions taxonomiques divergentes de Théry et Obenberger, et parce que les groupes de petite taille (*Agrilus* Dahl., *Aphanisticus* Latr., *Trachys* F.) n'ont été ni systématiquement élevés ou récoltés, ni étudiés

Source : MNHN, Paris

On y reconnaît actuellement quatre cent soixante-douze espèces, dont une seule non endémique. Ces espèces se répartissent en quarante-trois genres dont vingt et un (soit pratiquement 50 p. 100) endémiques.

La répartition des espèces en genres — même en tenant compte des incertitudes systématiques — est des plus remarquables. Elle nous donne en effet :

Genres à une espèce	22
Genres à deux espèces	6
Genres à trois espèces	3
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genres à neuf espèces	2
Genre à seize espèces	1
Genres à dix-sept espèces	2
Genre à vingt espèces	1
Genre à vingt et une espèces	1
Genre à trente sept espèces	1
Genre à deux cent soixante sept espèces	1

La spéciation se rencontre chez des genres non endémiques (*Aphanisticus* Latr., *Actænodes* Chevr., *Phlocteis* Kerr.) comme chez des genres endémiques (*Entomogaster* Saund., *Polybothris* Dej.) mais est sans rapport avec la spéciation des non endémiques dans d'autres régions de leur aire de dispersion.

Ainsi le genre *Corœbus* Cast. et Gory avec cent quarante espèces afro-asiatiques ne compte qu'une espèce malgache.

D'autre part, de nombreux genres monotypiques n'ont été établis que par le démembrement de genres plus importants et en dérivent nettement. Ceci réduit considérablement le nombre d'unités génériques isolées connues de la Grande Ile.

La spéciation est à plusieurs degrés chez les *Polybothris* Dej. qui réunissent plus de la moitié des espèces. A l'intérieur de chaque groupe d'espèces, elle est géographique, mais plusieurs groupes distincts peuvent coexister, comme c'est le cas chez les *Colpodini* des *Carabidæ* par exemple. Ceci amène à supposer, soit plusieurs introductions successives de formes souches, soit le jeu de mouvements de migration dus aux cycles climatiques, soit l'existence au départ d'espèces sœurs sympatriques. Mais la répartition et la filiation des espèces sont encore trop imparfaitement connues pour que ce matériel, qui se révélerait particulièrement intéressant, puisse être réellement exploité (1).

(1) Les *Buprestidæ* paraissent constituer un matériel exceptionnellement favorable aux études de biogéographie taxonomique.

Source : MNHN, Paris

Les affinités sont essentiellement africaines, secondairement asiatiques; il n'y a pas d'élément austral. La répartition «madécasse» des *Sponsor* Cast. et Gory sera examinée plus loin (cf. p. 251).

Rhipiceridæ

Un genre à large distribution, avec une espèce malgache endémique.

Elateridæ

La position systématique de plusieurs genres d'*Elateridæ* est encore incertaine. En gros, on connaît trois cent quatre espèces dont quatorze non endémiques Ces espèces se répartissent en cinquante-deux genres dont trente-quatre non endémiques. L'endémisme générique est donc relativement faible puisqu'il n'est que de 32 p. 100; l'endémisme spécifique est très élevé, 94 p. 100

La répartition par genres donne

Genres à une espèce	18
Genres à deux espèces	5
Genres à trois espèces	5
Genres à quatre espèces	8
Genre à cinq espèces	1
Genre à six espèces	1
Genres à sept espèces	2
Genre à huit espèces	1
Genres à neuf espèces	2
Genres à dix espèces	2
Genre à douze espèces	1
Genre à treize espèces	1
Genres à quatorze espèces	2
Genre à seize espèces	1
Genre à vingt sept espèces	1
Genre à soixante-deux espèces	1

La spéciation est particulièrement active dans des genres à vaste distribution.

Les affinités sont nettement africaines; cependant plusieurs genres ont une répartition orientale

Dorygonus Cand. avec seize espèces malgaches et une de Ceylan

Melanoxanthus Eschsch. avec des espèces malgaches et des espèces aux Mascareignes, aux Comores, aux Séchelles, à Zanzibar, en Asie tropicale mais pas en Afrique continentale.

Source : MNHN, Paris

Quelques espèces, telles *Agrypnus fuscipes* F., sont indo-malgaches.

Enfin, quelques espèces sont propres à Madagascar et aux Mascareignes.

Le genre endémique *Tabula* Fleut. et le genre *Crepicardus* Dej. sont inféodés aux aisselles des feuilles de *Pandanus* et de *Ravenala*, où s'effectue tout leur développement.

Dicronychidæ

Petite famille africaine avec cinq espèces endémiques appartenant au seul genre *Dicronychus* Eschsch., non endémique

Plastoceridæ

Famille américaine (1) dont la présence est douteuse. Deux genres (*Morostoma* Cand., avec quatre espèces, et *Diplophœnicus* Cand., monotypique) ont été rangés dans cette famille par Fleutiaux (1910). La question est à revoir.

Crowson considère de toute façon que les *Dicronychidæ* et les *Plastoceridæ* ne peuvent se séparer des *Elateridæ* comme familles indépendantes.

Eucnemidæ

Petite famille remarquablement riche dans notre dition puisqu'elle présente soixante-sept espèces malgaches (dont soixante six endémiques) contre soixante-et-onze espèces africaines. Vingt et un genres (six endémiques) dont le genre *Fornax* Cast. très diversifié, le nombre de genres monotypiques est relativement très élevé.

Genres à une espece	15
Genres à deux espèces	2
Genre à six espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à onze espèces	1
Genre à vingt et une espèces	1

Les affinités orientales sont particulièrement marquées. Nous avons en effet la répartition suivante :

Pœcilochrus Bonv. : Indo-Malaisie, Amérique Centrale, Madagascar, pas en Afrique;

Heterotaxis Fleut. : Nouvelle-Guinée, Moluques, Malacca, Sumatra, Philippines, Madagascar, pas en Afrique;

(1) Mais connue aussi par une espèce d'Asie Mineure.

Source : MNHN, Paris

Bioxylus Fleut. . Japon, Philippines, Birmanie, Madagascar, pas en Afrique.

Dans les îles voisines on note le même fait. Ainsi :

Rhagomicrus Fleut. : Indo-Malaisie, Amérique, île Maurice;

Arganus distinctus Bony Nouvelle Guinée, Moluques, Séchelles;

Potergus filiformis Bony. : Nouvelle-Guinée, Philippines, Australie, Bornéo, Assam, Inde méridionale, îles Andaman, Séchelles;

Ceratus Bony. : Indo-Malaisie, deux espèces des Séchelles.

Lampyridæ

Deux genres endémiques monotypiques; vingt cinq espèces, dont vingt-quatre endémiques, du genre *Luciola* Cast. à vaste distribution.

Le seul *Luciola* Cast. non endémique (*L. læta* Gerst.) est connu des Glorieuses, des Séchelles et de Zanzibar.

Cantharidæ

Famille très riche sous les tropiques, pauvre et mal connue à Madagascar où elle compte cinquante-trois espèces en quatre genres. Les espèces sont toutes endémiques, les genres à vaste distribution.

Le grand nombre d'espèces de *Silis* Charp. et de *Silidius* Gorh. est remarquable. Mais les lacunes de la faune malgache, comparée aux faunes indo-africaines, sont très importantes.

Lycidæ

Quatre genres non endémiques groupent cinquante-sept espèces dont cinquante-six endémiques, une se retrouvant aux Comores (*Xylobanus vœltzkowi* Bourg.) et une (*Cautires klugi* Fairm.) à l'île Maurice.

La répartition par genres est assez exceptionnelle bien qu'évoquant ce que nous venons de voir chez les *Lampyridæ* :

Genre à une espèce	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genre à trente-neuf espèces	1

Cette répartition serait absolument aberrante pour une région continentale normale, elle ne peut s'expliquer que par l'active spéciation d'un très petit nombre de types initialement introduits, peut-être par suite des difficultés de transport des espèces Peu d'exemples sont aussi nets dans la région considérée.

Source : MNHN, Paris

Nosodendridæ

Petite famille comprenant une espèce endémique du genre *Nosodendron* Latr. à vaste répartition (jusqu'en Nouvelle-Zélande).

Dermestidæ

Petite famille médiocrement connue localement, avec seize espèces citées, dont neuf endémiques, réparties en six genres à vaste distribution Les espèces non endémiques sont anthropophiles et largement distribuées. La présence d'une espèce de *Thauma glossa* Redt., parasite des oothèques de Mantides, et de deux *Orphinus* Mostch , genre asiatique appartenant à la sous-famille primitive des *Orphilinæ*, mérite d'être signalée.

Le genre *Dermestes* L., cosmopolite et anthropophile, est représenté, de façon intéressante, par trois espèces cosmopolites et deux espèces endémiques.

Anobiidæ

Famille encore mal connue, mais qui paraît relativement peu développée à Madagascar. Dix-sept espèces, dont seize endémiques et une cosmopolite, ont été décrites de Madagascar; elles sont réparties en neuf genres, dont un endémique.

La pauvreté des *Anobiidæ* malgaches est frappante lorsqu'on la compare à la variété des *Anobiidæ* des îles Hawaï ou au nombre d'espèces connues de Nouvelle-Zélande ou des Canaries. Aucun genre ne présente d'active spéciation Mais aucune recherche suivie n'a encore porté sur la famille à Madagascar.

Quatre genres : *Gastrallus* J. du Val, *Mesothes* M. et R., *Lasioderma* Steph. et *Mesocœlopus* J. du Val, sont remarquables par leur répartition holarctique avec pénétration d'éléments isolés seulement en Asie ou en Afrique tropicales, et avec quelques espèces malgaches.

Ptinidæ

Famille mal connue, remarquable par son très grand développement aux Mascareignes. Quinze espèces seulement ont été signalées à Madagascar, dont une cosmopolite; les autres, endémiques, se répartissent entre les genres *Ptinus* L. (treize espèces), *Trigonogenius* Sol. (une espèce) et *Sphæricus* Woll. (une espèce).

Source : MNHN, Paris

Bostrychidæ

En y comprenant les *Lyctidæ*, souvent considérés comme une famille spéciale, les *Bostrychidæ* comptent trente espèces réparties en seize genres dont aucun ne groupe plus de quatre espèces. Il n'existe pas de genre endémique et l'endémisme spécifique est très faible : douze espèces seulement, 40 p. 100. Ce taux est absolument aberrant dans la faune des Coléoptères malgaches où l'endémisme spécifique est, en général, au moins double (entre 80 et 99 p. 100).

L'examen détaillé de la famille justifie pleinement les conclusions de Lesne qui invoquait les transports par l'homme pour expliquer certains faits de distribution. Les dix-huit espèces non endémiques sont, soit pantropicales (2), soit indo-malgaches, indo-afro-malgaches ou afro-malgaches; deux seulement se retrouvent aux Mascareignes, mais *Xylopsocus capucinus* F., *Xylopertha pica* Ol. et *Sinoxylon cornigerum* Gerst. ont atteint l'Amérique du Sud. On ne peut s'empêcher de penser que ces espèces, qui vivent normalement aux dépens de bois très divers, et souvent de bois d'œuvre, ont été distribuées dans l'océan Indien, souvent sans prendre pied en Afrique, par les boutres de l'ancienne navigation indonésienne ou dravidienne; celles qui sont connues d'Afrique sont passées ensuite en Amérique du Sud avec les négriers.

La pauvreté des Bostrychides malgaches est frappante, d'autant plus que les bois flottés auraient pu en apporter bien d'autres espèces. Faut-il supposer une difficulté d'indigénation due à l'endémisme élevé de la flore malgache. Ceci ne rend pas compte de la prolifération des Buprestides, Scolytides et Cérambycides xylophages. Peut-être faut-il retenir ici que l'indice de richesse spécifique est (d'après le *Coleopterorum Catalogus* de 1938) remarquablement bas dans cette famille considérée dans l'ensemble de son aire de distribution (6,4). Même en tenant compte de la perfection de la systématique de la famille, due aux études de Lesne, ce chiffre semble anormalement bas et traduit une très faible tendance à la spéciation.

Trogositidæ

En dehors de deux formes cosmopolites, la famille, encore mal connue, renferme six espèces endémiques d'*Alindria* Er. et trois espèces endémiques d'*Ostoma* Latch.

Source : MNHN, Paris

Aucune indication précise quant aux affinités biogéographiques, si ce n'est que les *Ostoma* Laich., dans la mesure où le genre peut être considéré comme homogène, sont connus de la région holarctique et de Madagascar

Cleridæ

La famille est exceptionnellement riche puisque pour trois mille six cent soixante-six espèces connues dans le monde entier, quatre cent soixante-sept (1) existent à Madagascar avec seulement sept espèces non endémiques. Notons que l'on connaît six cent douze espèces néotropicales et trois cent dix-huit espèces australiennes

Les espèces malgaches se répartissent en cinquante-huit genres, dont douze non endémiques. L'endémisme est donc particulièrement fort, pour les genres comme pour les espèces (respectivement 79 p. 100 et 97 p. 100).

La répartition des espèces par genres n'est pas sans intérêt. Nous avons en effet :

Genres à une espèce	30
Genres à deux espèces	7
Genres à quatre espèces	3
Genres à cinq espèces	2
Genre à sept espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genres à onze espèces	3
Genre à treize espèces	1
Genre à quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genres à vingt-deux espèces	2
Genres à vingt sept espèces	2
Genre à soixante-trois espèces	1
Genre à soixante-treize espèces	1
Genre à soixante-quatorze espèces	1

Il se dessine donc une opposition très nette entre les genres mono ou paurospécifiques (moins de dix espèces) qui groupent quatre-vingt-quatre espèces, et les genres polyspécifiques (plus de vingt espèces) qui comptent trois cent douze espèces

1. Un matériel inédit très important existe à l'I.R.S.M., au Muséum de Paris et chez M Lebis; son étude enrichirait certainement encore beaucoup cette faune.

Source : MNHN, Paris

Planche IX. — *a*. Calcaires karstiques de l'Ouest;
b. Brousse à Baobabs
(Clichés Service Géologique de Madag

Source : MNHN, Paris

Mais la distribution géographique des genres polyspécifiques est remarquable. Nous pouvons la résumer comme suit :

	Madagascar	Comores	Zanzibar	Seychelles	Afrique
Eburiphora Spin.	73		1		
Stenocylidrus Spin.	63 (1)	5		1	1
Pseudopaltenis Kuw.	22			1	
Paltenis Cast.	74	2	1		2
Liostylus Fairm.	27				
Phloiocopus Guér. Mén.	22				27

(1) Une des espèces malgaches se trouve aux Mascareignes. C'est la seule espèce mascareigne appartenant à cet ensemble de genres affines.

Compte tenu de l'irrégulière distribution en dehors de Madagascar, il est difficile de ne pas voir là (sauf dans le cas de *Phloiocopus* Guér. Mén.) une simple indigénation accidentelle, hors de Madagascar, d'espèces appartenant à des types purement malgaches. Le genre *Phloiocopus* Guér. Mén. appartient par contre au type des genres afro-malgaches, bien connus par ailleurs.

La distribution des espèces malgaches non endémiques nous montre l'importance de ces transports passifs. Ces sept espèces se répartissent comme suit :

Cosmopolites	2
Bassin de l'océan Indien	1
Afrique	2
Asie tropicale	1
Comores	1

L'opposition entre la richesse de la faune malgache et la pauvreté de la faune comorienne est très remarquable. Elle évoque ce que nous avons vu pour les *Cetoniinæ* ou les *Melolonthinæ*.

Un genre (*Necrobinus* Reitt.) montre une répartition d'un type relativement rare avec deux espèces méditerranéennes, une espèce du Cap et une de Madagascar. Cette distribution se retrouve plus ou moins dans d'autres groupes (*Pseudomasoreus* Desbr. des Carabiques, Octaviens des Staphylinides par exemple), elle pourrait

Source : MNHN, Paris

n'être que la réduction d'une distribution paléarctique sud-africano-malgache comme celle des *Hopliinæ* (1); elle pourrait aussi s'interpréter comme celle des *Athalia* du groupe *colibri-malagassa* que nous évoquerons par ailleurs.

En l'absence de tout renseignement sur la biologie des espèces du genre, il est impossible de retenir l'une de ces hypothèses plutôt que l'autre, sinon dans le cadre général de la faune malgache.

Melyridæ

Nous suivons ici CROWSON en regroupant sous ce nom les *Dasytidæ*, *Melyridæ*, *Malachiidæ* et le genre *Acanthocnemus* Perris des *Phlœophilidæ* des auteurs; la famille est malheureusement encombrée de nombreux taxa de valeur douteuse ce qui rend son exploitation difficile.

On a décrit quatre-vingt-quatre espèces, toutes endémiques, en treize genres dont deux seulement sont endémiques. Mais l'état de la taxonomie de la famille ne permet pas de considérer ces chiffres comme définitifs.

La distribution par genre est la suivante :

Genres à une espèce	23
Genres à deux espèces	2
Genres à trois espèces	2
Genres à quatre espèces	2
Genres à cinq espèces	2
Genre à huit espèces	1
Genre à vingt-cinq espèces	1

Des deux genres à nombreuses espèces, *Xamerpus* Fairm. (25) et *Falsoanthocomus* Pic (8), le premier occupe l'Afrique Orientale, l'Asie tropicale, Madagascar et les Séchelles, mais manque aux Mascareignes. Sur trente et une espèces décrites, vingt-cinq espèces de *Xamerpus* Fairm. sont malgaches. Le second genre est endémique.

Les affinités sont africaines mais aussi, en particulier avec le genre *Laius* Guér. Mén. (cf. p. 276) indo-australiennes ou maritimes.

Lymexylonidæ

Quelques espèces à limites imprécises dans les deux genres *Atractocerus* Pal. de B. et *Melittomma* Murray

(1) JEANNEL a analysé ce type de répartition pour le cas des *Pseudomasoreus* Desbr selon son schéma type.

Source : MNHN, Paris

Nitidulidæ

Famille peu étudiée jusqu'ici. On en a signalé quatre-vingt-neuf espèces malgaches réparties en dix-huit genres dont deux endémiques. Parmi les espèces, quatorze, soit 15 p. 100, ne sont pas endémiques.

La distribution des espèces non endémiques n'est pas sans intérêt :

Cyllodes fairmairei Grouv. se retrouve en Afrique Orientale;
Lasiodactylus pictus M'L., à la Réunion et en Indo-Malaisie;
Carpophilus marginellus Motsch, en Asie :
- *obsoletus* Er., en Asie et en Afrique;
- *dimidiatus* F., cosmopolite;
- *hemipterus* L., cosmopolite;
- *biguttatus* Murr., Séchelles et Asie;
- *bisignatus* Boh., Comores et Afrique du Sud;
- *humeralis* F., cosmopolite.

Haptoncus dispersus Grouv., en Afrique.
- *minutus* Reitt., en Asie;
- *ocularis* Fairm., en Asie et en Afrique;
- *sobrinus* Grouv., à la Réunion et aux Séchelles;
- *luteolus* Er., cosmopolite.

La répartition par genres nous donne :

Genres à une espèce	5
Genres à deux espèces	3
Genre à trois espèces	1
Genres à quatre espèces	2
Genres à cinq espèces	3
Genre à six espèces	1
Genre à treize espèces	1
Genre à seize espèces	1
Genre à dix-sept espèces	1

Mais seuls les genres non endémiques (*Pallodes* Er., *Carpophilus* Steph. et *Cillæus* Cast. sont polyspécifiques; les genres endémiques sont monospécifiques.

Le genre *Cillæus* Cast. est essentiellement africano-néotropical, avec quelques espèces atteignant les Séchelles et l'Asie des Moussons

Il est intéressant de souligner que les Nitidulides malgaches ne montrent pas d'explosion spécifique comparable à celle constatée aux Hawaï, avec des genres endémiques comme *Orthostolus* Sharp (neuf espèces), *Eupetinus* Sharp (vingt-quatre espèces), *Nesopeplus* Sharp (trente et une espèces) et *Nesopetinus* Sharp (vingt-trois espèces), plus des genres paurospécifiques. Cependant *Cillæus* Cast.

Source : MNHN, Paris

néotropical, éthiopien et oriental, sur quarante espèces, compte treize espèces malgaches. *Pallodes* Er., à même répartition, dix-sept espèces malgaches sur soixante-seize, *Circopes* Reitt. (Australie, Afrique, Asie), cinq espèces malgaches sur seize espèces.

Sphindidæ

Le genre *Sphindus* Chevr., mondial, comprend une espèce malgache endémique, *Sphindus madecassus* Lesne.

Cucujidæ

Famille très peu étudiée, à laquelle on rattache quarante-six espèces malgaches, dont trente-deux endémiques, réparties en seize genres dont trois endémiques. La plupart des genres non endémiques ont une vaste distribution ou sont au moins indo-africains; le genre *Shoguna* Lewis n'est qu'oriental.

Le genre *Narthecius* J. Lec. est connu des Indes et du sud des Etats-Unis; le genre *Telephanus* Er., très répandu en Amérique tropicale, se retrouve seulement à Madagascar, à l'île Maurice, en Nouvelle Guinée et aux îles Aru.

Genres à une espèce	7
Genres à deux espèces	4
Genre à quatre espèces	1
Genres à cinq espèces	2
Genre à six espèces	1
Genre à onze espèces	1

Cryptophagidæ

Seules treize espèces endémiques, réparties en sept genres non endémiques, ont été décrites de Madagascar.

La répartition des genres renfermant des espèces malgaches n'est pas sans intérêt, mais des réserves sérieuses doivent être faites, étant donné l'insuffisance de nos connaissances.

Deux genres malgaches (*Loberolus* Grouv. et *Pseudhenoticus* Sharp) sont néotropicaux.

Un genre (*Paramecosoma* Curtis) est bipolaire avec des espèces au Chili, en Nouvelle-Zélande, à Madagascar et en Europe.

Deux genres sont néotropicaux et orientaux, mais manquent en Afrique (*Hapalips* Reitt.), ou n'y sont qu'à peine représentés (*Loberus* J. Lec.).

Source : MNHN, Paris

Biphyllidæ

Petite famille représentée par un seul genre, *Biphyllus* Steph., et par douze espèces endémiques. Le genre, qui comprend une trentaine d'espèces sur le monde, est répandu en Asie et en Afrique tropicales et en Australie.

Languriidæ

Famille tropicale connue seulement à Madagascar par une espèce endémique, représentant de la plus primitive des sous-familles : *Microlanguria piceola* Fairm. Celle-ci a une vaste distribution.

Erotylidæ

En suivant CROWSON et en éliminant les *Diphyllini* de la famille, on connaît de Madagascar trente-trois espèces, toutes endémiques, appartenant à cinq genres dont deux endémiques, ces derniers (*Cryptophilus* Wasm. et *Cryptophagops* Grouv.) sans doute myrmécophiles.

La spéciation de ces formes mycophages est très remarquable.

Le genre cosmopolite *Triplax* Herbst comprend à lui seul vingt-six espèces malgaches sur un total mondial d'une centaine d'espèces. Les genres non endémiques sont inabrésiens ou indo-africains. La famille est en cours d'étude et nos conclusions en seront peut être sensiblement modifiées.

Phalacridæ

Famille insuffisamment étudiée. On a signalé six espèces malgaches dont cinq endémiques, appartenant à six genres dont deux endémiques et un (*Nesiotus* Guill.) représenté par une espèce malgache, une des Séchelles et une de la Réunion.

L'espèce non endémique est connue des Séchelles, d'Asie et d'Australie.

Cerylonidæ

Cette petite famille, que CROWSON sépare des *Colydiidæ*, groupe dix-huit espèces, dont seize endémiques. Aucun des cinq genres n'est endémique, mais certains de ceux-ci ont une remarquable répartition (Madagascar et Antilles, ou Madagascar, Asie et Antilles, par exemple).

Source : MNHN, Paris

La spéciation est sensible dans le genre *Cerylon* Latr. dont treize espèces onze endémiques sont connues de Madagascar, alors que le genre compte un peu plus de cent espèces en tout.

Corylophidæ

Famille peu importante, d'insectes de très petite taille, et encore mal connue. Douze espèces dont onze endémiques et une connue de Maurice, réparties en sept genres dont trois endémiques. Les affinités sont africaines ou indo-africaines. Deux des genres endémiques (*Villiersium* Paul. et *Sicardianus* Paul.) montrent de remarquables caractères hypertéliques dans les pièces buccales.

Coccinellidæ

Relativement bien étudiée, la famille est riche à Madagascar où elle compte cent cinquante-neuf espèces dont seize non endémiques. On a signalé trente-quatre genres dont onze endémiques. La spéciation n'est vraiment marquée que dans le genre *Epilachna* Chevr. avec cinquante-neuf espèces endémiques. Elle n'atteint pas les genres endémiques. Le genre *Pharoscymnus* Bedel comprend six espèces malgaches sur trente espèces mondiales.

La répartition par genres donne :

Genres à une espèce	15
Genre à deux espèces	1
Genres à trois espèces	6
Genres à quatre espèces	3
Genres à cinq espèces	3
Genres à six espèces	3
Genre à huit espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genre à cinquante-neuf espèces	1

Les affinités sont africaines ou indo-africaines. La proportion d'espèces se retrouvant aux Mascareignes (*Brumus frater* Ws., *Cydonia lunata* F., *Rodolia chermesina* Muls. et *fumida* Muls., *Scymnus constrictus* Muls. et *oblongosignatus* Muls.) ou aux Comores (*Coleophora pentas* Muls., *Cydonia lunata* F., *Exochomus hypomelas* Crotch et *lævigasculus* Ws., *Scymnus constrictus* Muls. et *plutonus* Muls., *Stictoleis coryphæa* Guér., *Thea octopunctata* Ws.) tient aux facilités de transport des œufs et des nymphes, et même des adultes, de ces espèces. La répartition de *Rodolia fumida* Muls., espèce asiatique connue de la Réunion et de Madagascar, en est un bon exemple.

Source : MNHN, Paris

Endomychidæ

La famille est relativement bien représentée. Elle comprend en effet huit genres avec cinquante-cinq espèces.

La répartition par genres et espèces est la suivante :

Genre à vingt deux espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genre à quatre espèces	1
Genre à deux espèces	1
Genres à une espece	3

Sauf dans le genre *Trochoideus* Westw. avec *Trochoideus desjardinsi* Westw. presque pantropical, toutes les espèces sont endémiques.

Les affinités se partagent entre l'Afrique (parfois l'ensemble afro-brésilien : *Stenotarsus* Perty) et l'Asie (*Beccariola* Arr., *Haploscelis* Ag.).

L'explosion spécifique des *Haploscelis* Ag., *Cymones* Gorh. et *Stenotarsus* Perty n'est pas propre à Madagascar, d'autres genres de la famille montrant, en d'autres régions, des faits comparables.

Cependant l'indice de variabilité de la famille est remarquable, surtout lorsque l'on note l'extrême homogénéité des trois genres polyspécifiques. Les espèces de ces genres paraissent géographiquement localisées.

Lathridiidæ

Trois espèces, cosmopolites, appartenant aux genres *Holoparamecus* Curtis, *Conynomus* C.G. Thoms. et *Enicmus* C.G. Thoms.

Mais la famille n'a pas été étudiée et peut comporter des formes endémiques.

Cisidæ

Petite famille encore très mal connue, comprenant six espèces endémiques du genre *Xylographus* Mell et une espèce endémique de *Cis* Latr.

Mycetophagidæ

Petite famille dont cinq espèces endémiques, réparties en trois genres non endémiques, sont connues de Madagascar.

Les affinités des genres sont peu distinctes et leur répartition sans enseignements.

Source : MNHN, Paris

Colydiidæ

Famille encore très mal connue à Madagascar où elle n'a jamais été systématiquement recherchée; beaucoup d'espèces sont connues en d'autres régions comme très rares ou étroitement localisées.

On a cependant décrit cinquante-trois espèces, dont quarante-sept endémiques, les autres à dispersion variable, souvent discontinue et manifestement due à des introductions accidentelles. Sur vingt et un genres, sept sont endémiques. Les autres genres ont une distribution en général africaine ou indo-africaine; cependant nous devons noter la répartition du genre *Diplotoma* Er. qui, avec quatre espèces malgaches, comprend une espèce des Séchelles et une de Maurice.

Parmi les espèces non endémiques, deux se retrouvent, l'une (*Pycnomerus confertus* Reitt.) aux Séchelles, l'autre (*Colobicus latiusculus* Motsch.) aux Mascareignes.

La spéciation est peu marquée, sauf dans le genre *Rechodes* Er. qui groupe douze espèces malgaches endémiques, une espèce africano-malgache, une espèce comorienne et quatre espèces africaines.

Tenebrionidæ

Famille encore en cours d'étude, qui compte à ce jour cinq cent trente-sept espèces, dont cinq cent dix-huit endémiques, réparties en cent vingt-six genres, dont cent quatre endémiques.

La ventilation des espèces par genres donne le tableau suivant

Genres à une espèce	55
Genres à deux espèces	25
Genres à trois espèces	6
Genres à quatre espèces	11
Genres à cinq espèces	5
Genres à six espèces	2
Genres à sept espèces	4
Genres à huit espèces	2
Genres à neuf espèces	5
Genres à dix espèces	3
Genre à onze espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genres à treize espèces	2
Genre a quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genre à vingt-deux espèces	1
Genre à vingt-six espèces	1
Genre à trente et une espèces	1
Genre à cinquante-sept espèces	1

Source : MNHN, Paris

Les affinités sont complexes : quelques éléments, tels les *Adeliini* et les *Gnathidiini*, correspondent à des formes archaïques, australes; d'autres (les *Tentyriini*, les *Nycteropus* Klug et les *Macellocerus* Sol.) sont alliés à des types sud-africains. L'opposition entre les *Tentyriini*, nombreux en Afrique et à peine représentés à Madagascar, et les *Nycteropus* Klug, connus par deux espèces africaines et par une longue série d'espèces malgaches (vingt-six espèces actuellement décrites et un nombre presque égal d'espèces encore inédites) est remarquable.

Enfin les affinités orientales sont à peine indiquées.

Comme pour la plupart des groupes d'Insectes malgaches, et bien qu'il s'agisse d'un groupe à fortes tendances xérophiles, les formes xérophiles (de savane, de rocaille ou de bush) sont infiniment moins nombreuses que les formes forestières

La spéciation est remarquablement élevée pour les espèces sylvicoles ou xylophages (*Heterophylus* Klug, *Nycteropus* Klug, *Macellocerus* Sol., *Cnodalonini*, *Strongyliini* ; elle est très faible pour les espèces érémiques, qui montrent au contraire une spécialisation générique très poussée Ainsi les six *Tentyriini* malgaches se répartissent en cinq genres, et beaucoup de genres xérophiles comptent au plus deux espèces Mais aucun des genres érémiques connus de Madagascar ne présente l'extrême évolution constatée chez les Ténébrionides du Namib ou du Sahara, ni les adaptations sabulicoles de certaines de ces formes

Enfin une série d'espèces endogées, aveugles, dépigmentées, mais avec parfois des organes glandulaires spéciaux, se groupent dans deux genres endémiques de la tribu des *Gnathidiini*. Une seule espèce a été considérée comme troglobie, un *Stenosini*, *Perdicus anthrophilus* Fairm.; en fait l'espèce, décrite de la grotte de Soabindrano près de Tuléar, n'y a jamais été retrouvée mais a été récoltée à l'extérieur dans la même région, et est donc trogloxène.

La présence d'*Asidini*, normalement xérophiles, dans des stations de la côte Est, et surtout dans la région supérieure de l'Ankaratra (*Oxyge pauliani* Koch), présente un gros intérêt théorique.

Lagriidæ

N'ayant été l'objet d'aucune révision très récente, la famille est mal connue et d'étude difficile. On a décrit soixante-dix-huit espèces, toutes endémiques, réparties en treize genres dont sept endémiques.

Source : MNHN, Paris

La répartition des genres est banale .

Genres à une espèce	7
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à six espèces	1
Genre à huit espèces	1
Genres à vingt quatre espèces	2

Les deux genres à spéciation active (*Lagria* F. et *Nemostira* Fairm.) ne sont pas endémiques, mais, le genre *Lophophyllus* Fairm., endémique, compte huit espèces.

La répartition ne présente rien de remarquable, les affinités sont africaines et secondairement asiatiques.

Alleculidæ

Cent quinze espèces, toutes endémiques, appartenant à quinze genres dont neuf endémiques.

Les affinités n'ont rien de remarquable.

La répartition par genres souligne une active spéciation car on a :

Genres à une espèce	5
Genres à deux espèces	3
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à six especes	1
Genres a quinze espèces	2
Genre à dix neuf espèces	1
Genres à vingt espèces	2

A côté de genres non endémiques, *Pseudocistela* Crotch et *Allecula* F., à nombreuses espèces, des genres endémiques (*Cacoplesia* Fairm., *Eubalia* Cast montrent une spéciation active.

Monommidæ

Petite famille très richement représentée à Madagascar où elle compte six genres et soixante-dix sept espèces décrites, un certain nombre de formes inédites sont en cours de publication. Des six genres, cinq sont endémiques

Toutes les espèces, sauf *Monomma brunnipes* Guér., espèce africaine dont la présence à Madagascar est douteuse, sont endémiques

Madagascar se présente ainsi comme la région du monde la plus riche en *Monommidæ*. Notons que malgré le grand nombre de formes présentes, l'ensemble des Monommides malgaches semble remarquablement homogène.

Source : MNHN, Paris

Salpingidæ

Trois genres, dont un (*Salpidema* All.) propre à Madagascar (six espèces) et à Maurice (une espèce); des deux autres, l'un *Vincenzellus* Reitt., avec sept espèces malgaches et quelques espèces européennes, chiliennes et sud-africaines, l'autre *Sphæriestes* Steph., avec quatre espèces malgaches, est connu en outre de la région holarctique, de Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et Afrique du Sud. Sur les quarante-neuf *Sphæriestes* Steph. énumérés en 1928, vingt-trois étaient néozélandais. Le genre est connu par deux espèces de la Réunion et une de Maurice; il paraît maritime dans sa répartition, sans que sa biologie justifie cette distribution.

Hemipeplidæ

Petite famille; une espèce malgache, endémique, du genre *Hemipeplus* Berth. pantropical.

Melandryidæ

Famille à peine connue à Madagascar d'où on a décrit huit espèces (dont sept endémiques et une africaine) réparties en six genres dont trois endémiques, un connu de l'Ouest de la Paléarctide et de Madagascar (*Marolia* Muls.), un de la région holarctique, de Madagascar et du Chili (*Serropalpus* Hell.) et un d'Amérique, d'Afrique et de Madagascar (*Eustrophinus* Seidl.). La connaissance que nous avons de la taxonomie interne et des faunes exotiques, pour la famille, est trop imparfaite pour nous permettre de tirer des conclusions de cette répartition.

En dehors des formes citées ci-dessus, deux genres (*Abulia* Fairm. et *Alcestoma* Fairm.) ne sont rattachés qu'avec doute à la famille.

Scraptiidæ

Famille encore très insuffisamment connue à Madagascar. Vingt-deux espèces endémiques du genre cosmopolite *Scraptia* Latr. en sont seules connues. Elles sont très variables de taille et d'aspect.

Mordellidæ

Famille très mal connue. Nous lui conservons, malgré l'opinion de Crowson, qui paraît fondée mais demanderait l'étude de tous les genres de la famille, le genre *Anaspis* Geoffr. Elle compte à Madagascar quatre genres dont aucun n'est endémique.

Source : MNHN, Paris

Les espèces, toutes endémiques, se répartissent comme suit :

Genres à trois espèces	2
Genre à vingt-deux espèces	1
Genre à trente-deux espèces	1

Les quatre genres connus sont cosmopolites. Les deux genres à très forte spéciation (*Mordella* L. et *Mordellistena* Costa) sont connus par plus de trois cents espèces sur l'ensemble du monde; leur spéciation à Madagascar n'a donc rien de particulièrement remarquable.

Rhipiphoridæ

Petite famille mal connue avec trois genres (*Macrosiagon* Hentz, *Pelecotomoides* Gemm. et Har., *Blattivorus* Chobaut) non endémiques et six espèces endémiques (il est possible que deux des *Macrosiagon* Hentz décrits soient synonymes), groupe trop mal connu pour pouvoir fournir la moindre base biogéographique. Les espèces sont toujours rares et de capture tout à fait accidentelle.

Œdemeridæ

Petite famille groupant cinq genres, dont un endémique, et trente-deux espèces, toutes endémiques. Le genre *Sessinia* Pascœ réunit quatorze espèces et le genre endémique *Zabriola* Fairm. six espèces.

Le genre *Sessinia* Pascœ, cosmopolite, est surtout australo-océanien et néotropical, le genre *Nacerda* Fald. est surtout paléarctique, mais il est susceptible d'être transporté à distance : *N. melanura* L., non signalé de Madagascar, vit dans toute la région holarctique, en Afrique du Sud et en Australie.

Pseudolycus Guér. est australo-malgache, avec une espèce du Yunnan.

Le genre *Asclera* Steph. est cosmopolite.

Meloidæ

Famille très riche en Afrique, très mal représentée à Madagascar par seulement cinq genres (*Meloe* L., *Cylindrothorax* Esch., *Cyaneolytta* Pér., *Cissites* Latr., *Zonitis* F.) et huit espèces.

Les genres sont africains et les espèces toutes endémiques.

Les affinités sont africaines.

Source : MNHN, Paris

Anthicidæ

La famille compte quatre-vingt-trois espèces, réparties en dix-neuf genres Le genre *Formicomus* Laf. Sén., avec quinze espèces, est particulièrement varié. L'absence du genre *Aulacoderus* Laf Sén., si varié en Afrique, est remarquable.

Plusieurs espèces ne sont connues qu'à Madagascar et dans le bassin méditerranéen, où sont proches d'espèces européennes.

Pedilidæ

Petite famille mal connue, avec cinq genres dont deux endémiques, un monotypique (*Telesimus* Fairm.) et un groupant quatre espèces (*Phæogala* Fairm.); ce dernier relève peut-être en fait des *Melandryidæ*. En tout douze espèces endémiques réparties comme suit .

Genres à une espèce	2
Genre à deux espèces	1
Genres à quatre espèces	2

Le genre *Eurygenius* Laf. Sen., dont quatre des dix-huit espèces connues sont malgaches, est holarctique, néotropical et malgache

Crowson rattache les Pédilides aux Anthicides, mais Bonadona, dans sa révision des Anthicides malgaches, n'adopte pas ce point de vue.

Aderidæ

Petite famille comprenant vingt-trois espèces décrites, à trois près, par Pic, et dont la position systématique réelle est fort incertaine. Toutes les especes sont endémiques et paraissent appartenir à des genres afro-malgaches.

Cerambycidæ (sensu lato)

Dans l'impossibilité d'adopter actuellement une classification raisonnable pour les nombreux genres constituant la faune malgache, nous avons suivi Crowson et conservé une famille unique.

Les divers éléments de cette famille sont très inégalement connus à Madagascar.

En ce qui concerne les *Prioninæ*, groupe le plus primitif, la revision de Lameere, bien que certainement à la fois incomplète, et, parce que n'utilisant que des matériaux peu nombreux, imparfaite,

Source : MNHN, Paris

peut servir de base Elle reconnaît cinquante-quatre espèces malgaches dont deux seulement, se retrouvant aux Comores, non endémiques.

La spéciation est très poussée.

On a en effet :

Genres à une espèce	2
Genre à deux espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genres à dix huit espèces	2

Les affinités sont nettement africaines. Le genre *Hovatoma* Lam. montre une intéressante distribution péri-malgache :

dix-huit espèces à Madagascar,
quatre aux Comores,
une à Maurice,
une à Rodriguez;
une aux Seychelles;
une en Afrique Orientale.

Mais la répartition de ces formes relève souvent de façon évidente des transports passifs. Tel est le cas de *Megopis modesta* White, connu des Mascareignes, des Comores et du Natal.

Les Lamiaires viennent d'être revus par S Breuning. Bien que son travail soit encore incomplet, les Lamiaires sont le seul groupe de Cérambycides à être actuellement à peu près exactement connu de Madagascar. Sur cent trois genres signalés de Madagascar, soixante-quinze sont endémiques. Et sur trois cent cinquante-cinq espèces, neuf seulement ne sont pas endémiques.

La grande majorité des genres dont l'endémisme ne masque pas les relations est à affinités africaines. Seuls *Sybra* Pasc. et *Prosoplus* Blanch. sont de type indo pacifique.

La distribution des espèces par genre donne le tableau suivant :

Genres à une espèce	60
Genres à deux espèces	12
Genres à trois espèces	9
Genres à quatre espèces	9
Genres à cinq espèces	3
Genre à six espèces	1
Genre à huit espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à onze espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genres à dix-neuf espèces	2
Genre à vingt-trois espèces	1
Genre à trente-sept espèces	1
Genre à quarante-huit espèce	1

Source : MNHN, Paris

L'opposition est donc extrêmement nette entre un nombre très élevé de genres monotypiques (pour la plupart endémiques) et les genres polyspécifiques : *Lasiocercis* Wat. (19), *Goëphanes* Pasc. (23), *Batrachorhina* Chevr. (37) et *Diadelia* Wat (48).

Ces genres polyspécifiques sauf *Lasiocercis* Wat., ne sont pas endémiques, mais ils ne débordent que peu Madagascar. C'est ainsi que *Batrachorhina* Chevr., en dehors des espèces malgaches, renferme trois espèces comoriennes (localisées à Mayotte), deux espèces mauriciennes, une de Maurice et de la Réunion, et une de Rodriguez. Cette dernière est inféodée au Bois d'Olive (*Elæodendron*), arbre dont la distribution se superpose à peu près à celle du genre tout entier.

Les autres sous-familles, encore très mal connues, groupent environ trois cents espèces réparties en environ cent dix genres.

L'immense majorité des espèces est endémique, et nous ne pouvons relever parmi elles que trois espèces non endémiques, toutes trois à vaste distribution typiquement anthropique :

Ceresium flavipes F., Asie, île Maurice, Mexique;

Stromatium barbatum F., Asie, Mascareignes et Séchelles;

Xystrocera globosa Ol., Asie méridionale et Insulinde, Mascareignes, Séchelles, Egypte.

L'endémisme générique est très élevé, dépassant 80 p. 100, et beaucoup de genres sont monotypiques. Quelques genres endémiques montrent cependant une forte spéciation (*Icariotis* Pascoe, *Logisticus* Wat., *Mastododera* Blanch.). Les affinités générales sont africaines, cependant quelques genres ont une répartition remarquable :

Glaucytes Thoms, avec dix-sept espèces malgaches, est typiquement indo-pacifique.

Noëmia Pasc. groupe seize espèces malgaches et trois de l'Insulinde.

Conopogaster Fairm., genre de *Necydalopsini*, appartient à une tribu néotropicale.

Anisogaster Deyr. compte quatorze espèces malgaches, sept de la Réunion et Maurice, une de Mayotte et deux d'Afrique Occidentale.

Enfin, une tribu, *Clidonini*, avec un genre et six espèces, paraît endémique. On sait que le nombre de tribus malgaches endémiques est très faible.

Bruchidæ

Famille très insuffisamment connue, aussi bien à Madagascar que dans le monde. Nous n'avons trouvé dans la littérature que dix-neuf espèces malgaches, réparties en cinq genres.

Source : MNHN, Paris

Dix-sept espèces paraissent endémiques; tous les genres sont soit cosmopolites, soit au moins africains

Les espèces se répartissent comme suit :

Genre à une espèce	1
Genres à deux espèces .	2
Genre à cinq espèces . . .	1
Genre à neuf espèces . .	1

Chrysomelidæ

Famille importante, mais encore mal connue. Il est nécessaire de l'examiner sous-famille par sous-famille, car celles-ci ont souvent été élevées au rang de famille, et ont des éthologies bien différenciées.

Sagrinæ. Ce groupe, richement représenté sous les tropiques, n'est connu à Madagascar que par quatre espèces du genre endémique *Rhagiosoma* Chap. (1), et cinq espèces endémiques du genre indo-africain *Sagra* F.

Megalopodinæ. Deux espèces endémiques sont seules connues, appartenant aux genres indo-africains *Colobaspis* Fairm. et *Temnaspis* Lacord.

Donaciinæ. Sous-famille à larves aquatiques, connue par deux espèces du genre endémique *Donaciasta* Fairm. et une espèce du genre holarctique *Donacia* F Ces espèces sont très rares et leur biologie, qu'il serait important de connaître, n'a pu être débrouillée jusqu'ici. Les *Donaciinæ* holarctique, on le sait, se développent sur les parties immergées des plantes aquatiques (2).

Orsodacninæ. Deux espèces malgaches seulement, une du genre monotypique, endémique, *Bruchomima* Achard, une du genre africain *Pedrillia* Westw.

Criocerinæ. Sous-famille richement représentée par quarante-quatre espèces endémiques du genre *Lema* F., et neuf espèces endémiques du genre *Crioceris* Geoffr , tous deux largement distribués; quatre espèces endémiques du genre indo-africain *Bradymela* Weise, une espèce du genre asiatique *Brachydactyla* Lac. et une du genre endémique *Ovamela* Fairm.

(1) Signalons que la ponte des *Rhagiosoma* Chap. se fait sous forme d'une oothèque engainant un rameau végétal.

(2) La larve d'une espèce au moins vient d'être découverte par H. BERTRAND sur les plantes aquatiques.

Source : MNHN, Paris

Planche X. — *a*. Point d'eau temporaire dans le bush du Sud;
b. Forêt à *Alluaudia*.
(Service Geologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Clythrinæ. Sous-famille richement représentée en Afrique, à laquelle on a rattaché une espèce endémique, classée dans le genre *Clythra* F., qui mériterait une étude précise

Cryptocephalinæ. Cent douze espèces endémiques du genre cosmopolite *Cryptocephalus* Geoffr., sans doute nombre de ces espèces sont-elles seulement des variantes de couleur

Eumolpinæ. On a signalé deux cent cinquante-six espèces, dont une se retrouvant à la Réunion et deux en Afrique; les autres étant endémiques Elles se partagent en trente-neuf genres, dont vingt-sept endémiques Les genres non endémiques sont africains (avec parfois des espèces aux Mascareignes) ou (*Nossiœcus* Har.) se retrouvent à Maurice, ou (*Rhyparida* Baly) sont australo-malais Ce dernier genre compte près de deux cents espèces australo-malaises, une espèce mauricienne et quatre espèces malgaches

Beaucoup d'espèces sont très variables de coloration ou de ponctuation, et donnent naissance à des races caractérisées.

La répartition des espèces par genres est la suivante :

Genres à une espèce	16
Genres à deux espèces	8
Genre à trois espèces	1
Genres à quatre espèces	2
Genres à cinq espèces	7
Genre à six espèces	1
Genre à quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genre à vingt et une espèces	1
Genre à vingt-quatre espèces	1
Genre à vingt-six espèces	1
Genre à soixante-cinq espèces	1

Les genres polyspecifiques, *Rhembastus* Har., *Syagrus* Chap., etc, ne sont pas endémiques.

Chrysomelinæ. Sous-famille mal représentée à Madagascar, avec dix-huit espèces en sept genres dont trois endémiques. Affinités africaines.

Galerucinæ. Sous-famille remarquable par le nombre de genres endémiques monotypiques, très proches les uns des autres et formant deux groupes distincts (dix-neuf des genres endémiques se regroupent ainsi); quelques espèces appartiennent à des genres non endémiques On a décrit cent vingt espèces dont trois seulement ne sont pas endémiques. Trente-six genres sont endémiques; quelques-uns sont soit africains, soit cosmopolites (huit); un seul est austro-oriental, mais la seule espèce malgache qui lui appartienne (*Rhaphidopalpa africana* Weise) se retrouve en Afrique et aux Comores;

Source : MNHN, Paris

dans ces deux régions, elle est également seule à représenter le genre.

Parmi les espèces non endémiques, *Leptaulax undecimpunctatus* Kl., seul représentant malgache d'un genre africain, se retrouve aux Comores

Halticinæ. Cette sous famille est mal connue (1). On a décrit semble-t-il cent quatre espèces, toutes endémiques, réparties en dix-sept genres dont trois endémiques. La spéciation est relativement peu marquée, et n'est guère sensible que dans les genres *Haltica* Ill., *Lactica* Er., *Longitarsus* Berth., à vaste distribution.

Hispinæ. Cette sous-famille, très tranchée, comprend cent vingt espèces, dont une seule (*Trichispa sericea* Guér.), inféodée au riz, n'est pas endémique, mais se retrouve en Afrique Des quinze genres, trois seulement, tous monotypiques du reste, sont endémiques. Mais la tribu des *Callohispini* est endémique. Parmi les autres genres, quatre sont indo-africains, trois strictement africains, un (*Downesia* Baly) est asiatique, et un (*Xiphispa* Chap.) avec sept espèces, n'est connu en dehors de Madagascar que de Nouvelle-Guinée. La spéciation est irrégulière, mais considérable puisque deux genres représentent à eux seuls soixante-quinze espèces, soit plus de la moitié du nombre d'espèces connues de la famille. Comme de nombreux *Dactylispa* Weise (on en connaît déjà quarante-deux espèces malgaches) sont encore inédits, la spéciation est encore plus forte qu'elle ne le paraît d'après ces chiffres Mais les caractères spécifiques des *Dactylispa* Weise et des *Cœlænomenodera* Blanch. (trente-trois espèces malgaches), pour être stables, n'en sont pas moins très subtils

Cassidinæ

Les caractères signalés pour les *Hispinæ* sont encore plus nets pour les *Cassidinæ*. On a décrit deux cents espèces, toutes endémiques sauf *Aspidomorpha apicalis* Kl., connu d'Afrique et s'attaquant aux plantes cultivées. Elles se répartissent en treize genres dont six endémiques. Mais la spéciation, très accentuée, porte sur trois genres non endémiques : *Coptocycla* Boh. avec vingt-deux espèces, *Cassida* L. avec soixante-neuf espèces et *Hoplionota* Hope (*Notosocantha*) avec soixante-dix-neuf espèces.

(1) De plus, certains documents n'ayant pu être obtenus, les chiffres donnés sont largement conjecturaux

Source : MNHN, Paris

Anthribidæ

Famille représentée par cent six espèces dont cent quatre endémiques, et quarante genres, dont vingt-trois endémiques (1).

La répartition est remarquable par le nombre très élevé de genres représentés localement par une seule espèce, et en général monotypiques, et donne le tableau ci-dessous

Genres à une espèce .	27	
Genres à deux espèces	5	
Genres à trois espèces	3	
Genres à sept espèces	2	
Genre à treize espèces ...	1	(*Lemuricedus* Jord. endémique.)
Genre à seize espèces . .	1	
Genre à dix-sept espèces .	1	(*Tophoderes* Schh., non endémique.)

Le grand nombre de genres monotypiques se retrouve dans la famille en général, et tient en partie aux principes des spécialistes qui s'y sont attachés.

Les affinités des genres malgaches sont complexes.

Plusieurs genres sont à dominance malgache, avec extension périphérique :

Caranistes Schœnh., avec seize espèces malgaches, deux mauriciennes, deux réunionnaises, une d'Afrique Orientale;

Epitaphius Fairm., avec sept espèces malgaches, une séchelloise et une d'Afrique Orientale;

Tophoderes Schœnh., avec dix-sept espèces malgaches, une comorienne et une sud-africaine.

Les affinités plus strictement africaines sont marquées par les genres *Aneurrhinus* Thoms., *Gulamentus* Jord. et *Phlœotragus* Schœnh

Deux genres sont indo-africains : *Litotropis* Fairm. et *Phlœobius* Schœnh., ce dernier renfermant les deux seules espèces d'Anthribides non endémiques, *Ph. gigas* F. (Indo-Australie, Mascareignes et Madagascar) et *Ph. pustulosus* Gerst. (Afrique).

Enfin trois genres sont orientaux : *Tropibasis* Schœnh., *Araecerus* Schœnh., et *Basitropis* Jek.

Ces trois genres sont représentés par respectivement 10, 45 et 53 espèces indo-australiennes, et chacun une seule espèce malgache. *Basitropis* Jek. possède en outre une espèce mauricienne, et *Araecerus* Schœnh. une espèce cosmopolite.

(1) Une communication manuscrite de P. Wolfrum nous apprend que l'étude de nos récoltes l'amène à décrire deux nouveaux genres et quarante huit espèces nouvelles à ajouter à ces chiffres.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Dinephrius* Jordan, avec des espèces mauriciennes et réunionnaises, comporte une espèce malgache.

Deux genres absents de la faune malgache montrent une répartition intéressante :

Apatenia Pascoe, dont les vingt-trois espèces se répartissent comme suit :

Afrique	5
I. Christmas	1
Australie, Nouvelle-Guinée	11
Insulinde	4
Tonkin	1
Formose	1

Xylinades Imh., dont treize des quarante-deux espèces sont africaines et les autres asiatiques, allant de Ceylan et des Andaman à toute l'Insulinde.

Brenthidæ

Famille encore mal connue, mais cependant assez riche. Elle renferme soixante et onze espèces dont soixante-dix endémiques, sur près de quinze cents espèces, pour le monde. Ces espèces se répartissent en trente-neuf genres dont vingt-trois endémiques.

La distribution des espèces est remarquable par le grand nombre de genres monotypiques

Genres à une espèce	25
Genres à deux espèces	10
Genre à trois espèces	1
Genre à quatre espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genre à douze espèces	1

Il n'est pas sans intérêt de noter que les deux genres multispécifiques (*Amerismus* Lac. et *Piazocnemis* Lac. sont tous deux endémiques.

Les affinités sont nettement africaines ou, parfois, indo-africaines. Cependant, si l'on suit Kleine, la tribu des *Rhyticephalini* est endémique; celles des *Nemocephalini* et des *Ulocerini* néotropicales et malgaches, celle des *Ithystenini* néotropicale, orientale et malgache, mais pas africaine.

Curculionoidea

Enorme complexe de familles dont les limites sont encore très mal définies. On a relevé à ce jour, dans la faune malgache, la

Source : MNHN, Paris

présence de deux cent quarante-neuf genres dont cent trente-quatre endémiques, comprenant au total mille trois cent trente-deux espèces, dont mille deux cent quatre-vingt-dix-sept endémiques. L'endémisme est extraordinairement marqué, et bien des espèces restent à décrire.

Les affinités des formes non endémiques, et celles des formes endémiques, sont sensiblement homogènes et nettement africaines. Cependant quelques genres paraissent d'affinités néotropicales et le genre *Anaballus* Blanch. est remarquable par sa répartition polynésienne et chilienne.

La spéciation est surtout poussée dans les genres endémiques (*Stigmatrachelus* Schœnh. avec soixante-dix-neuf espèces, *Neseremnus* Marsh. avec trente espèces (1), *Homaleptops* Faust avec vingt-sept espèces, *Lithinus* Klug avec vingt-six espèces, etc., elle est cependant aussi marquée chez divers genres à vaste distribution (*Apion* Herbst avec cinquante-sept espèces, *Alcides* Schœnh. avec trente-cinq espèces, *Lixus* F. avec trente-deux espèces, *Baris* Germ. avec vingt-huit espèces). La rareté des *Brachycerus* Ol., avec seulement six espèces contre de longues séries d'espèces africaines, et surtout est et sud africaines, doit être soulignée, mais il s'agit là d'un genre typiquement xérophile.

Le genre *Desmidophorus* Schœnh., qui se développe en cécidogène des branches, a une remarquable répartition. Avec vingt-huit espèces malgaches, et une distribution générale indo-africaine, il manque dans toutes les autres îles, ou archipels de la région.

La répartition des espèces par genres donne le tableau suivant :

Genres à une espèce	109
Genres à deux espèces	39
Genres à trois espèces	13
Genres à quatre espèces	17
Genres à cinq espèces	9
Genres à six espèces	8
Genres à sept espèces	9
Genres à huit espèces	9
Genres à neuf espèces	3
Genres à dix espèces	2
Genre à onze espèces	1
Genres à douze espèces	5
Genres à treize espèces	2
Genre à quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces	1

(1) Et au moins deux fois autant d'espèces inédites provenant de nos récoltes en altitude : Tsaratanàna, Andringitra et Marojejy en particulier.

Source : MNHN, Paris

Genre à seize espèces	1
Genre à dix-neuf espèces	1
Genres à vingt espèces	3
Genre à vingt-deux espèces	1
Genre à vingt-cinq espèces	1
Genres à vingt-six espèces	2
Genre à vingt-sept espèces	1
Genres à vingt-huit espèces	2
Genre à trente espèces	1
Genre à trente et une espèces	1
Genres à trente deux especes	2
Genre à trente-quatre espèces	1
Genre à trente-cinq espèces	1
Genre à trente-six espèces	1
Genre à cinquante-sept espèces	1
Genre à soixante-dix-neuf especes	1

Signalons la présence de deux genres endogés décrits sur nos récentes récoltes, *Homosomus* Richard, avec une espèce de Périnet· *Pentebathmus* Richard, avec une espèce d'Ankazobe et une de Tanikely dans la baie de Nosy Be.

Ipidæ

En cours d'étude, on a relevé à ce jour cent quarante-quatre espèces dont trente-neuf endémiques, réparties en quatorze genres dont deux (*Cryphalomorphus* Schauf et *Landolphianus* Schedl endémiques.

Le genre *Xyleborus* Eichh. compte vingt et une espèces, les autres sont représentés par deux à trois espèces. La famille est encore trop mal connue pour qu'une étude détaillée de la distribution des espèces ait un sens quelconque, d'autant que les transports accidentels sont bien connus et fort aisés pour de nombreuses espèces de la famille.

Platypodidæ

La famille est représentée par une sous-famille monotypique endemique, *Platypicerinæ* (avec *Platypicerus hamatus* Nunberg, 1953) et une sous famille cosmopolite, avec trois genres, dont deux largement distribués (*Platypus* Herbst et *Trachyostus* Schedl et un afro-malgache (*Mitosoma* Chap.). En tout vingt-trois espèces en majorité endémiques sont connues. Cela ne represente qu'une très faible fraction des sept cents et quelques espèces connues pour le monde en 1939. La famille semble pourtant presque localisée aux régions intertropicales, ce qui souligne encore la relative pauvreté malgache.

Source : MNHN, Paris

Ordre des **Strepsiptères**

L'ordre n'est connu que par deux espèces récemment décrites, une troisième connue seulement par une exuvie fragmentaire, et une quatrième encore indéterminée spécifiquement, parasite de *Dicranotropis* Kol.

Les deux espèces identifiées appartiennent à deux genres répandus en Afrique et Asie tropicale : *Myrmecolax* Westw. et *Tettigoxenos* Jeann. La seconde vit en parasite des Cercopides.

Ordre des **Mégaloptères**

L'ordre est très mal représenté à Madagascar d'où on ne connaît que deux espèces, très rares et localisées, attribuées au genre *Protosialis* Van der Weele (connu par ailleurs du Mexique et en

Fig. 70. - *Madachauliodes torrentialis* Paulian (*Mégaloptère*)

Afrique du Sud) et un genre endémique monotypique *Madachauliodes* Paulian (fig. 70), à affinités australes assez nettes Ce dernier est très répandu d'un bout à l'autre de la chaîne montagneuse dorsale; son étude amènera peut-être à y reconnaître des formes locales

Ordre des **Névroptères**

L'étude des Névroptères malgaches est alourdie par les publications de Navas, dans lesquelles une série d'espèces sont décrites de façon à peu près inutilisable; dans de nombreux cas les types ont disparu. On ne peut guère baser l'étude des espèces de cet ordre que sur les travaux des prédécesseurs de Navas et sur les efforts de Fraser qui a tenté d'établir quelques synonymies.

Source : MNHN, Paris

Coniopterygidæ

La famille n'est connue que par deux espèces de *Semidalis* End., genre répandu en Europe, en Afrique et à la Réunion. Un autre Conioptérygide est décrit des Glorieuses; il appartient à un genre différent

Berothidæ

La famille n'est connue que par deux espèces d'*Acroberotha* Krueger, mais plusieurs autres existent, indéterminées, dans les collections de l'I.R.S.M. Le genre paraît très diversifié dans l'Ile.

Fig. 71. *Palpares laetitzkowni* v. d. Weele (*Névroptère*)

Hemerobiidæ

Deux genres : *Kimminsia* Kill. (une espèce) et *Eumicromus* Nak. (trois espèces). La systématique des *Eumicromus* Nak. comme celle des *Spilosmylus* Kolbe (voir plus bas) est encore très incertaine, car il existe des formes d'âge.

Chrysopidæ

Neuf espèces (si l'on ne tient pas compte des nombreuses *Chrysopa* Leach décrites par Navas et qui ne paraissent pas être toutes valables) en six genres; un genre endémique : *Nesochrysa* Navas.

Source : MNHN, Paris

Psychopsidæ

Une seule espèce, du genre *Psychopsis* Newm.

Osmylidæ

Les *Osmylidæ*, dont les larves connues sont aquatiques, sont représentés par les deux genres *Thyridosmylus* Krueger (une espèce) et *Spilosmylus* Kolbe (trois espèces sans doute).

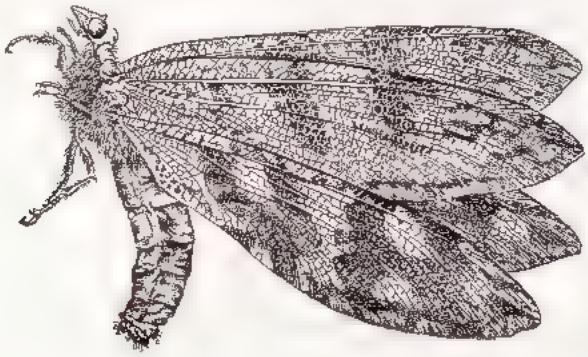


Fig. 72. — *Stenares madagascariensis* v. d. Weele (Névroptère).

Ascalaphidæ

Neuf genres sont connus avec certitude; ils sont essentiellement d'affinités africaines. De ces genres, l'un (*Palpares* Ramb.), caractéristique du Sud et de l'Ouest, groupe six espèces de grande taille, à ailes brunes et blanches ou (*P. vœltzkowi* v. d. Weele) (fig. 71) à ailes noir violacé et blanc; deux (*Suphalomitus* van der Weele et *Balanopteryx* Karsch) comprennent deux espèces, les autres ne comptent qu'une espèce chacun.

Myrmeleontidæ

Dix-sept espèces ont été décrites, réparties en neuf genres. Le genre *Creagris* Hagen groupe quatre espèces dont deux africaines.

Mantispidæ

Douze espèces distribuées en six genres; onze espèces et un genre endémiques. Les positions génériques sont discutables, la systématique de la famille méritant d'être reprise de fond en

Source : MNHN, Paris

comble. Les affinités dominantes sont africaines, mais une espèce a été rattachée au genre oriental *Necyla* Navas. La répartition des espèces dans l'Ile est encore très mal connue.

Ordre des **Trichoptères**

L'ordre est encore très mal connu et un matériel considérable est entre les mains du professeur H. H. Ross pour étude. Il semble très richement représenté et on a, à ce jour, signalé quarante deux espèces endémiques réparties en seize genres dont un endémique

La spéciation est relativement poussée et le genre *Dipseudopsis* Walk. comprend quatorze espèces décrites (et plusieurs espèces en cours de description) et le genre *Macronema* Pictet, sept espèces

Les affinités géographiques sont peu distinctes, en partie parce que les faunes tropicales sont mal connues. Cependant deux genres au moins (*Wormaldia* M'Lachl. et *Paulianodes* Ross) sont soit bipolaires, soit d'affinités bipolaires. Le genre *Wormaldia* M'Lachl. appartient à un type de répartition très tranché, bien connu si assez peu répandu, avec une espèce sud-africaine, une espèce malgache et de nombreuses espèces holarctiques.

Les *Limnophilidæ*, bien représentés à Madagascar, paraissent absents en Afrique tropicale.

Ordre des **Lépidoptères**

L'ordre des Lépidoptères est en pleine étude grâce aux actives recherches menées, sous les auspices de l'I.R.S.M., par M. P. VIETTE du Muséum de Paris et un ensemble de spécialistes professionnels ou amateurs. Aussi l'image actuelle de la faune malgache est-elle certainement sensiblement fausse et ne nous apporte-t-elle aucun enseignement biogéographique sûr.

Les Homoneures sont absents semble-t-il, absence remarquable étant donné le caractère primitif du groupe.

Quelques Monotrysiens sont connus dans la famille des *Incurvariidæ*.

Parmi les Ditrysiens nous pouvons citer .

Les *Cossidæ* dont les vingt espèces sont endémiques et se répartissent en huit genres, dont deux endémiques; les *Metarbelidæ* ont une espèce endémique appartenant à un genre monotypique.

Aucune revision récente n'a été faite des *Tineoidea*, dont les espèces paraissent assez nombreuses parmi les *Tineidæ*, les

Source : MNHN, Paris

Lyonetidæ, les *Lithocolletidæ*, les *Hyponomeutidæ*, les *Cosmopterygidæ*, les *Metachandidæ*, les *Scythridæ*, les *Plutelliidæ*, les *Gracilariidæ*, les *Coleophoridæ*, les *Ethmiidæ*, les *Blastobasidæ*, les *Schreckensteinidæ*, les *Copromorphidæ*, les *Carposinidæ*, les *Xyloryctidæ*, les *Glyphipterygidæ*, les *Heliodinidæ*, les *Œcophoridæ* et les *Gelechiidæ*. La petite famille des *Arrhenophanidæ* possède trois espèces malgaches d'*Harmaclona* Busck (dont deux endémiques et une africaine). Les *Psychidæ*, tres mal connus, semblent assez peu nombreux.

Les *Ægeriidæ* sont mieux connus

La famille comporte dix-neuf espèces, toutes endémiques, réparties en dix genres, la plupart endémiques

Le tableau de répartition des espèces donne

Genres à une espèce	6
Genres à deux espèces	2
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1

Ce qui indique une relative homogénéité.

Les *Tortricoidea* sont très nombreuses et variées, mais encore imparfaitement connues.

Parmi les *Zygænoidea*, on a attribué deux espèces à deux genres endémiques de *Zygænidæ* à affinités africaines (*Stenoprocris* Gæde et *Perrotia* Ob.). D'après E. M. Hering, *in litt.*, ce second genre, rebaptisé *Boisduvalodes*, est en réalité un Limacodide. Les *Cochlidiidæ* comptent quelque quarante espèces, toutes endémiques, en quatorze genres dont huit endémiques. Un *Chrysopolomidæ* vient d'être décrit. Deux espèces d'*Epipyropidæ* ont été signalées dans le genre *Fulgoræcia*.

Les *Pyralidoidea* sont à peine connus, les *Pterophoridæ* n'ont pas été étudiés, les *Pyralididæ* un peu plus, mais la vaste répartition de beaucoup d'espèces de Pyrales rend l'analyse de la faune malgache difficile, comme Ghesquière le signalait naguère pour la faune congolaise Les *Thyridiidæ* comptent vingt-huit espèces endémiques en huit genres dont trois endémiques.

Parmi les *Geometroidea*, *Geometridæ*, très abondants et variés et *Drepanidæ* nombreux, n'ont été l'objet d'aucune révision générale, mais sont activement étudiés. Les *Uranidæ* comprennent une demi-douzaine d'espèces endémiques; la parenté de *Chrysiridia madagascariensis* Less. avec l'espèce d'Afrique Orientale serait remarquable si l'on ne connaissait l'ampleur des migrations de l'espèce malgache.

Source : MNHN, Paris

Les *Noctuoidea* ne sont guère mieux étudiées. Citons les *Notodontidæ* avec vingt-huit espèces endémiques en vingt genres dont onze endémiques; les *Lymantriidæ* qui sont en cours de revision et comptent plus de deux cents espèces endémiques. Les *Noctuidæ* réunissent quelque quatre cent soixante-cinq espèces dont les trois quarts sont endémiques, et environ cent genres, dont une quinzaine sont endémiques également. Les *Thaumatopœidæ* comportent environ vingt-cinq espèces endémiques en deux genres endémiques à spéciation accentuée.

Les *Arctiidæ* sont très riches et variés; ils comptent plus de deux cent vingt-cinq espèces endémiques mais dont la classification générique est en cours de refonte.

La famille des *Agaristidæ* réunit d'abord trois genres endémiques longtemps classés dans les *Castniidæ* : *Pemphigostola* Strand, avec une espèce malgache remarquable par l'ampoule stridulatoire des ailes antérieures (1); *Ancarista* Jordan et *Musurgina* Jordan avec chacun une espèce.

Pour le reste, les *Agaristidæ* comprennent quatre genres et trente-deux espèces. Le genre *Rothia* Ww. rassemble des espèces d'assez grande taille, remarquables par l'homogénéité de leurs dessins, vingt-sept sont malgaches et deux africaines; les genres *Schausia* Karsch, *Tuerta* Wkr., *Paratuerta* Hampson comprennent chacun une espèce malgache et de nombreuses espèces africaines; enfin les genres *Arrothia* Jordan et *Arctiopais* Jordan sont des genres malgaches endémiques monotypiques. Notons cependant que l'une et l'autre des espèces de ces deux genres ont donné naissance à des formes spécialisées bien distinctes, de rang subspécifique.

Les *Amatidæ*, en cours de revision, réunissent un peu plus de soixante-dix-sept espèces dont soixante quinze endémiques, réparties en dix-sept genres dont douze endémiques.

Les *Bombycoidea* sont également très mal connus On a décrit une espèce endémique d'*Eupterotidæ;* une dizaine d'espèces endémiques, souvent mal définies, d'*Attacidæ* appartenant en partie à des genres endémiques; une longue série encore mal définie d'espèces de *Lasiocampidæ*.

Sphingidæ

Soixante espèces dont trente-neuf endémiques, réparties en vingt-cinq genres dont trois seulement sont endémiques.

(1) Cet appareil hautement spécialisé apparaît isolément chez un *Nyctemerinæ*, un *Ophiderinæ*, un *Hypeninæ* et d'autres *Agaristidæ*.

Source : MNHN, Paris

La spéciation est très peu poussée et nous avons :

Douze genres monotypiques;
Sept à deux espèces;
Deux à trois espèces;
Un à quatre espèces;
Deux à sept espèces;
Un à dix espèces.

Les affinités sont très nettement africaines, mais il n'y a qu'assez peu d'espèces représentées par des sous-espèces vicariantes des formes éthiopiennes.

Les *Calliduloidea* ne sont connus que par une espèce endémique de *Pterothysanidæ*.

Lemoniidæ et Libytheidæ

Petites familles comprenant trois espèces malgaches réparties en deux genres. L'une d'elles, endémique, appartenant à un genre endémique, *Saribia tepahi* Bsd., est très commune. Les deux autres appartiennent à un sous-genre africain du genre *Libythea* F. De ces deux espèces l'une est endémique, l'autre est représentée par une sous-espèce spéciale, vicariante de la forme type est-africaine. Elles sont toutes deux rares. Le sous-genre est représenté à Maurice par une espèce spéciale qui aurait disparu récemment

Hesperiidæ

Petite famille groupant cinquante-quatre espèces dont quarante-cinq endémiques, les non endémiques sont représentées en général aux Comores ou aux Mascareignes par des sous-espèces spéciales; dix-huit genres dont sept endémiques.

La distribution par espèce donne :

Genres à une espèce	6
Genres à deux espèces	3
Genres à trois espèces	4
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genres a six espèces	2
Genre à neuf espèces	1

Mais, en fait, la spéciation subspécifique est accentuée et le groupe paraît en pleine évolution, ce qui ne ressort pas de ce tableau.

Source : MNHN, Paris

Lycænidæ

Cette famille, si bien représentée en Afrique, présente d'étonnantes lacunes à Madagascar. C'est ainsi que les sous-familles *Liphyrinæ*, *Pentilinæ*, *Mimacræinæ*, *Lipteninæ*, *Epitolinæ*, *Miletinæ*, *Aphnæinæ*, *Lycæninæ* y sont absentes.

Sur un total de quarante-deux espèces (il y en a plus de mille en Afrique), vingt-quatre sont endémiques, trois représentent des vicariants, à l'échelle subspécifique, de formes africaines, douze sont afro-malgaches et trois à très vaste distribution. Ces espèces se répartissent en vingt-quatre genres, dont aucun n'est réellement endémique, ce qui suffit à souligner la faible spéciation (aucun genre ne compte plus de cinq espèces). D'autre part, fort peu d'espèces paraissent présenter une étroite localisation dans l'Ile, ni même se limiter à une zone écologique.

Satyridæ

La valeur taxonomique des espèces de *Satyridæ* est encore très incertaine; et les coupes génériques locales sont mal définies. Tout au plus pouvons-nous ici souligner le nombre élevé d'espèces nominales, et l'ampleur de la spéciation d'une part; le fait que ce sont les localités forestières d'altitude qui abritent le plus grand nombre d'espèces, et l'intensité de l'endémisme, d'autre part.

Acræidæ

Deux genres non endémiques et dix-sept espèces en grande majorité endémiques. La spéciation est relativement accentuée, mais encore très inférieure à ce qui s'observe en Afrique Continentale.

Nymphalidæ

Vingt genres, dont deux, monotypiques, sont endémiques. Quarante-huit espèces, dont la moitié est endémique. Sept des non endémiques sont représentées par une sous-espèce vicariante de la forme africaine.

La spéciation est peu marquée et la répartition des espèces par genres donne :

Genres à une espèce	10
Genres à deux espèces	4
Genres à trois espèces	2
Genres à cinq espèces	2
Genre à six espèces	1
Genre à huit espèces	1

Source : MNHN, Paris

La famille est d'une pauvreté extrême comparée à ce que l'on connaît en Afrique Continentale.

Danaidæ

Deux genres non endémiques, représentés chacun par une seule espèce (la présence d'*Amauris phædon* F. reste douteuse). *Danaida chrysippus* L. est très largement distribué. La présence d'une seule espèce d'*Amauris* Huebn. à Madagascar (bien que cette espèce soit très variable) s'oppose à la présence de deux espèces aux Comores : une endémique et une sous-espèce vicariante d'une espèce africaine.

La répartition de l'unique *Amauris* Huebn. malgache, *A. nossima* Ward, est remarquable car elle s'étend sur le nord de l'Ile jusque vers Maintirano à l'Ouest et Vatomandry à l'Est, mais est surtout commune autour de la Montagne d'Ambre.

Papilionidæ

Treize espèces dont onze endémiques appartenant à plusieurs sous genres de *Papilio* L., dont un monotypique et endémique.

La spéciation est accentuée dans les deux groupes *oribazus* Boisd. et *erithonioides* Sm.

Pieridæ

La famille est mal représentée à Madagascar où on ne lui connaît que vingt-neuf espèces dont seize endémiques, réparties en dix genres non endémiques.

Les affinités sont nettement africaines et la spéciation peu accentuée.

Ordre des **Diptères**

Les Diptères malgaches sont encore fort mal connus; les recherches récentes et en particulier les deux missions organisées par l'I.R.S.M. pour M. B. R. Stuckenberg, ont cependant permis de dégager les grands traits de cette faune. Nous empruntons l'essentiel de ce qui suit à une note récente de l'auteur sud-africain.

Si soixante-neuf familles ont été reconnues, l'absence d'un certain nombre de familles bien représentées en Afrique est remarquable : citons les *Celyphidæ*, les *Mydaidæ* (1), une série de

(1) Un *Mydaidæ* vient d'être décrit par Séguy.

Source : MNHN, Paris

familles parasites (*Œstridæ*, *Gasterophilidæ*, *Glossinidæ*, *Cordyluridæ*, *Braulidæ*) ou termitophiles (*Termitovenidæ* et *Thaumatoxeniidæ*), donc de familles probablement de formation récente. Cependant, l'extrême variété des *Tachinidæ* montre qu'il n'y a rien là d'absolu.

Certaines sous-familles africaines importantes, les *Scepsidinæ* et les *Bruchomyinæ* par exemple, font aussi défaut à Madagascar; un genre aussi largement répandu dans la région éthiopienne que le genre *Hæmatopota* Meigen n'a pas pénétré dans la Grande Ile.

Fig. 73 — *Themarictera flavovlata* F. (*Trypetidæ*)

Même en soulignant avec force l'insuffisance de nos connaissances, bien mise en évidence par les récentes découvertes des *Blepharoceridæ* et des *Pyrgotidæ* par exemple, les familles de la faune malgache montrent un développement extraordinairement discordant.

Source : MNHN, Paris

Planche XI. *a* Sous-bois de pluvisilva sur la falaise orientale;
b. Forêt décidufoliee de l'Ouest
Cliches Service Géologique de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Certaines sont extrêmement riches (deux cents *Tipulidæ* ont déjà été décrits et ils sont à peine connus, plus de deux cents *Culicidæ*, une trentaine de *Blepharoceridæ*, de longues séries d'*Asilidæ* ou de *Tachinidæ*); mais seuls les *Clusiidæ* paraissent plus nombreux à Madagascar qu'en Afrique. D'autres sont pauvres ou même, au moins comparés à l'Afrique, très pauvres (tels en particulier les *Bombyliidæ*, *Therevidæ*, *Nemestrinidæ*, *Acroceridæ* et *Sciomyzidæ* et peut-être les *Stratiomyidæ*).

Fig. 74. — *Dimacrocolus pauliani* Schlinger (*Acroceridæ*)

L'endémisme est dans l'ensemble très élevé. Il n'atteint pourtant pas le niveau subfamilial mais très souvent est générique. Des genres endémiques sont connus dans des familles appartenant à des séries très diverses : *Tipulidæ*, *Culicidæ*, *Sciaridæ*, *Blepharoceridæ*, *Stratiomyidæ*, *Tabanidæ*, *Acroceridæ*, *Phoridæ*, *Syrphidæ*, *Callphoridæ*, *Tachinidæ*, *Muscidæ*, *Tylidæ*, *Diopsidæ*, *Lauxaniidæ*, *Ephydridæ*, *Sphæroceridæ*.

Fig. 75. — *Mimegralla* sp. (*Micropezidæ*)

Source : MNHN, Paris

Au niveau spécifique, l'endémisme varie beaucoup selon les groupes : très fort par exemple chez les *Tipulidæ*, il n'atteint plus qu'environ 50 p. 100 chez les *Anopheles* Meigen : ce chiffre est encore important pour le genre. Mais le taux d'endémisme baisse encore plus avec les *Syrphidæ* ou les *Sarcophagidæ* par exemple. Chez les *Chironomidæ* l'endémisme n'est plus que de 14 p. 100; il est nul chez les *Astreidæ*.

Nos connaissances actuelles sur l'endémisme des Diptères ne permet pas de l'analyser de près Il paraît cependant revêtir un caractère typiquement géographique et la vicariance est particulièrement nette dans les *Culicidæ*, *Tipulidæ* et *Blepharoceridæ*.

Fig. 76. — *Diopsis apollo* Brun. (*Diopsidæ*)

Les affinités sont très nettement éthiopiennes, quelques éléments que nous verrons plus loin, étant soit austraux, soit orientaux.

Les Diptères cécidogènes sont très nombreux; ils comprennent surtout des *Trypetidæ*, en majorité en cours d'étude, et des *Cecidomyidæ*. Il n'est pas sans intérêt de donner ici le tableau inédit

Source : MNHN, Paris

dressé par H.-F. BARNES de la distribution des premières Cécidomyides provenant de nos élevages

TRIBUS DES CÉCIDOMYIDES

Famille et genres de plantes	*Lasiopterariae*	*Dasyneurariae*	*Asphondyliariae*	*Cecidomyiariae*	
				Bifila	Trifila
Fougeres (1) (97)					
Araliaceae					
Panax		1 (209)			
Balsaminaceae					
Impatiens	3(505,223,160)				1 (149)
Compositae.					
Helichrysum	1 (135)				
Psiadia			1 (153)		
Vernonia (2 spp)	1 (524)		1 (141)		1 (7)
Ericaceae					
Erica (1) (13)					
Philippia	1 (1)			1 (204)	
Euphorbiaceae					
Macaranga				1 (92)	
Flacourtiaceae					
Aphloia		1 (44,113)	1 (142)		
Gramineae.					
Aristida				1 (222)	
Pennisetum					1 (205)
Setaria (2 spp)				2(197,224)	1 (202)
Trachypogon.				1 (245)	
Indeterminée				1 (207)	
Lauraceae					
Ravensara			1 (157)		1 (144)
Leguminosae					
Indeterminée					1 (175)
Myrtaceae					
Eugenia (2 spp)			1 (185)		1 (97) (8)
Polygonaceae					
Polygonum					1 (728)
Sapindaceae					
Dodonea			1 (104)		
Verbenaceae					
Stachytarphaeta			1 (211)		
Hazom-poza			1 (148)		
Ramanjavina			1 (134)		
Ramatsatso (1) (82)					
Voatalanana	1 (215)				
Plantes indeterminées	1 (128)		1 (700)		
Total (35 especes de Cécidomyides en écartant 3 especes non identifiées)	8	2	10	7	8

(1) Une espèce non identifiée.
Les chiffres des colonnes représentent le nombre de Cécidomyides de la catégorie, les nombres entre parenthèses renvoient aux numéros d'élevage des galles

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS
Source MNHN, Paris

Il nous faut noter ici que si les familles de Diptères termitophiles sont inconnues, deux espèces de *Calliphoridæ* paraissent des termitobies.

Les *Hippoboscidæ* sont remarquablement peu diversifiés. En particulier, les Lémuriens n'abritent selon nos connaissances actuelles — qu'une seule espèce.

Deux Drosophilides montrent une éthologie aberrante pour le groupe, *Gitona pauliani* Séguy, mineur, et *Ptyelusimyia decaryi* Séguy dont la larve se développe dans le liquide secrété par les Homoptères sociaux du genre *Ptyelus* Lep. et Serv.

STUCKENBERG souligne l'absence des grandes Mouches floricoles malgré l'abondance et la variété des phanérogames.

Trois genres sont aptères ou microptères : *Ocellusa* Séguy, *Peyerimhoffia* Kieffer et *Faratsiho* Paulian; le premier et le dernier sont endémiques et montagnards; le second est endogée.

La faune de Diptères malgaches paraît typiquement forestière; seuls les *Bombyliidæ* du bush méridional et les Asilides géants des plateaux et de l'Ouest montrent un riche développement en zone de savane ou de pseudosteppe (prairie).

Ordre des **Aphaniptères**

Seize espèces de Puces ont été signalées ou décrites de Madagascar. Plusieurs espèces nouvelles, trouvées récemment sur des Mammifères endémiques, sont en cours de description. De ces espèces deux sont très vraisemblablement étrangères à l'île, six ont une vaste répartition, sont anthropophiles, et sans doute importées assez récemment L'une de celles-ci, *Tunga penetrans* Linné, qui est d'introduction récente, a pratiquement disparu depuis les traitements domiciliaires au D.D.T. et à l'H.C.H.

Des cinq espèces restantes, deux, *Lagaropsylla incerta* Rotschild et *hoogstraali* Sm. sont afro-malgaches, et parasitent les Chauves-Souris; une (*Araeopsylla martialis* Rotsch.) était connue de la Réunion et vit également sur les Chauves-Souris; les trois dernières sont endémiques. Deux paraissent avoir pour hôte normal les *Centetidæ* *Centetepsylla madagascarensis* Rotschild, pas retrouvé depuis sa description en 1900, et *Synopsyllus fonquerniei* Wagner et Roubaud, qui est capable de passer sur les Rats domestiques et jouerait un rôle dans la transmission de la peste.

Paractenopsylla kerguisteli Wagner, enfin, a pour hôte *Nesoryctes tetradactylus*, mais passe sur les animaux domestiques.

Dinopsyllus brachypecten Smit n'a pas d'hôte connu.

De MEILLON a insisté sur l'étonnante plasticité biologique des Puces endémiques malgaches qui ont passé en apparence très

Source : MNHN, Paris

aisément sur une série d'hôtes introduits. L'inverse est vrai et *Pulex irritans* L. par exemple, Puce importée, passe sur les endémiques malgaches (*Lemur catta* L. et *Cryptoprocta* Bennett).

Ordre des **Hyménoptères**

Sous-ordre des **Symphytes**

Cephidæ

Famille holarctique connue seulement, dans l'hémisphère sud, de Madagascar, par une sous-famille endémique, les *Athetocephinæ* Benson, comptant deux espèces endémiques du seul genre *Athetocephus* Benson (fig. 77).

Tenthredinidæ

Représentée par une unique espèce endémique du genre *Athalia* Leach (*malagassa* Sauss.), très proche d'*A. colibri* Christ., espèce paléarctique acclimatée en Afrique du Sud. Comme elle, l'espèce malgache vit sur les Crucifères cultivées.

Fig. 77. — *Athetocephus madecassus* Benson (*Symphyte*

Oryssidæ

Une espèce a été figurée sous le nom d'*Oryssus oberthüri* Sauss., on ne connaît rien de sa biologie. Les *Oryssus* F. sont tropicaux.

Source : MNHN, Paris

Sous-ordre des **Apocrites**

CYNIPOIDEA

Superfamille à peine étudiée à Madagascar. Quatre genres dont deux endémiques et quatre espèces, toutes endémiques, ont seules été décrites.

ICHNEUMONOIDEA

La famille des *Ichneumonidæ* a été particulièrement bien étudiée par le regretté SEYRIG, puis par BERLAND. Il est préférable d'en examiner les particularités sous-famille par sous famille.

Fig. 78. — *Hemipimpla pulchripennis* Sauss., parasite de *Polistes*

Pimplinæ. Cent quarante-deux espèces en trente-deux genres dont neuf endémiques.

Source : MNHN, Paris

Trois genres exclusivement holarctiques et malgaches (*Lycorina* Hlgr, *Zaglyptus* Forst., *Exetastus* Forst.) genres d'altitude à Madagascar, *pas anciens*. Deux malais, holarctiques et malgaches (*Epirhyssa* Cresson et *Polysphincta* Grav.). Six genres afro-malgaches; le reste à vaste distribution ou, au moins, connu de tout le pourtour de l'océan Indien. Sur cent trente-neuf espèces, trois seulement, non endémiques, se retrouvent en Afrique Mais en outre beaucoup d'espèces semblent former des vicariants en Afrique et à Madagascar *Pimpla madecassa* Sauss. et *properata* Tosq., *Hemipimpla pulchripennis* Sauss. [fig. 78] et *vipioides* Br., etc.).

Très grande stabilité des colorations et faible variation au niveau intraspécifique.

Le genre *Xanthophenax* Sauss. est sud-africain et malgache.

Signalons l'existence d'une espèce d'*Echthromorpha* Kriechb., avec un vicariant aux Séchelles, un à Maurice et un à la Réunion.

La distribution des espèces nous donne :

Genres à une espèce	13
Genres à deux espèces	5
Genres à trois espèces	2
Genres à quatre espèces	3
Genres à cinq espèces	3
Genre de six à huit espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à dix-huit espèces	1
Genre à trente-six espèces	1

Répartition à l'intérieur de Madagascar. - Celle-ci peut se donner comme suit :

Forêt côtière de l'Est	11	(3)	(1)
Sud-Ouest et Sud	21	(5)	
Mont d'Ambre	13	(4)	
Forêt de la Falaise (Anivorano-Périnet)	89	(67)	
Plateau du Centre	27	(9)	
Montagnes au-dessus de 1.500 mètres	25	(18)	

Il existe une opposition chromatique entre espèces claires de la forêt de l'Est et espèces sombres des montagnes.

La tribu des *Plectiscini* est remarquable en ce qu'elle correspond à une tribu tempérée non connue sous les tropiques. Trois genres cependant en ont été trouvés à Madagascar :

	espèces
Calastenus Forst.	1
Proclytus Forst.	2
Megastylus Schiödte	2

(1) Le second chiffre, entre parenthèses, est celui des formes propres à la région citée.

Source : MNHN, Paris

Ces espèces malgaches sont orophiles, bien que l'une d'elles descende jusqu'à Périnet.

Ichneumoninæ

Les espèces malgaches montrent des convergences de coloration avec l'Afrique mais ces analogies caractérisent des formes à affinités indomalaises. C'est un des rares groupes d'insectes où l'on puisse établir des doublets au niveau subspécifique. On a en effet :

Des paires de sous-espèces entre Rogez (claires) et l'Ankaratra (foncées);

Des paires de sous-espèces Afrique-Madagascar

La sous-famille comprend quatre-vingt-quatre espèces dont quatre-vingts endémiques, deux éthiopiennes et une à vaste distribution.

Des quarante-trois genres, douze sont endémiques et trois asiatiques (*Cænojoppa* Cam., *Lissosculpta* Heinr., *Losgna* Cam.), le reste est afro-malgache ou à vaste distribution.

La répartition des espèces se présente comme suit :

Genres à une espèce	26
Genres à deux espèces	13
Genre à trois espèces	1
Genre à six espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à treize espèces	1

Répartition dans l'Ile. La majorité des espèces est à vaste distribution, mais on connaît exclusivement de la falaise, dix-neuf espèces; de la Montagne d'Ambre, cinq; de l'Ankaratra, une; du Sud, trois. Il faut cependant rappeler que l'importance des captures est proportionnelle à celle des recherches, ce qui diminue beaucoup la valeur de ces chiffres, car les chasses très poussées de Seyrig ont été très localisées et ont porté spécialement sur la falaise et dans le Sud.

Tryphoninæ

Trente et une espèces dont vingt-neuf endémiques et deux cosmopolites.

La répartition par genre donne :

Genres à une espèce	4
Genres à deux espèces	2
Genre à trois espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genre à huit espèces	1

Source : MNHN, Paris

Répartition dans l'Ile. — Toute l'Ile, trois espèces; côte Est, une; Centre, cinq (5); Périnet, etc., douze (9); Altitude, huit (6); Sud et Sud-Ouest, quatre (4).

Les genres sont cosmopolites, sauf les genres *Neliopisthus* Thoms., *Euceros* Grav. (genre ancien), *Chorinæus* Glhr. (genre ancien), *Orthocentrus* Grav., *Stenomacrus* Forst et *Homotropus* Forst.; les trois derniers de petite taille et à nombreuses espèces n'étaient connus que de la région holarctique.

Cryptinæ

Pour cette sous-famille, le manuscrit de SEYRIG ayant été achevé par BERLAND, toutes les espèces isolées par SEYRIG n'ont pas été décrites, d'où apparaît un grand excès de genres à une espèce.

Trois genres ont une répartition remarquable :

Brachycyrtus Krbm., d'Europe seulement, élément ancien;

Panargyrops Forst., de la région holarctique mais avec une espèce des Philippines.

Syrites Tosq., d'Afrique du Sud.

Les cent cinquante-huit espèces, toutes endémiques, se groupent comme suit :

Genres à une espèce	62
Genres à deux espèces	6
Genres à quatre espèces	5
Genres à cinq espèces	2
Genre à six espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genres à neuf espèces	2
Genre à vingt-trois espèces	1

Il est impossible de parler de la répartition intérieure à Madagascar car le travail de BERLAND n'est basé que sur une partie seulement des récoltes de SEYRIG.

Braconidæ

Famille très bien étudiée récemment par GRANGER. Il a signalé quatre cent trente-six espèces dont trois cent quatre-vingt-neuf endémiques, réparties en quatre vingt-quatorze genres dont treize endémiques.

La répartition par genres donne le tableau suivant :

Genres à une espèce	38
Genres à deux espèces	15
Genres à trois espèces	9
Genres à quatre espèces	5
Genres à cinq espèces	3
Genres à six espèces	3
Genres à sept espèces	3

Source : MNHN, Paris

Genres à huit espèces	4
Genres à neuf espèces	4
Genre à dix espèces	1
Genre à onze espèces	1
Genres à douze espèces	2
Genre à treize espèces	1
Genre à seize espèces	1
Genre à dix-huit espèces	1
Genre à vingt et une espèces	1
Genre à trente-cinq espèces	1
Genre à quarante espèces	1

Fig. 79. *Orthogonalos gigantea* Benoît (*Trigonalidæ*)

L'endémisme est très marqué; les affinités des espèces non endémiques sont avant tout africaines; quelques espèces sont mascareignes; les liens avec l'Inde sont pratiquement nuls Enfin on ne paraît pas retrouver, dans le groupe, les affinités holarctiques signalées chez les *Ichneumonidæ*, et cela malgré la petite taille de nombreuses espèces.

Source : MNHN, Paris

Evaniidæ

Quatre genres, dont un endémique; treize espèces, dont une cosmopolite, les autres endémiques
Affinités incertaines.

Gasteruptionidæ

Petite famille représentée par le seule genre *Gasteruption* Latr. et par quatre espèces dont deux sont endémiques et deux représentées par une sous-espèce vicariante d'une forme africaine.

Stephanidæ

Trois genres dont un endémique, onze espèces endémiques. Les affinités sont incertaines.

Trigonalidæ

Deux genres et quatre espèces malgaches. *Discenea natalensis madegassa* Bisch. est une sous-espèce endémique dont la forme type est africaine.

CHALCIDOIDEA

La superfamille est pratiquement inconnue malgré les élevages systématiques de A. Seyrig et les nôtres, ceux-ci n'ayant porté que sur fort peu de localités. Plusieurs centaines d'espèces ont déjà été décrites, mais ne représentent qu'une très faible fraction de la faune totale. Il semble que l'endémisme soit très marqué et que les affinités soient exclusivement africaines. Notons le développement des *Podagrionidæ* parasites de Mantides et des *Agaonidæ* qui n'ont pas été systématiquement recherchés malgré le nombre élevé d'espèces de *Ficus* indigènes.

SERPHOIDEA

La superfamille est à peine connue; une soixantaine d'espèces ont été décrites, en grande majorité endémiques ou à affinités africaines. Un très gros matériel est encore en cours d'étude; d'autre part, la superfamille n'a jamais été systématiquement récoltée, elle comporte en particulier de nombreuses formes terricoles ou endogées généralement négligées. Même les formes épigées sont très mal étudiées.

Source : MNHN, Paris

BETHYLOIDEA

Bethylidæ

Famille bien représentée à Madagascar, mais qui n'a fait l'objet d'aucune étude récente. Une révision est en cours par les soins de P. BENOIT.

Chrysididæ

Trente-six espèces dont trois douteuses pour Madagascar, mais connues d'Afrique; le reste endémique.

Genres à une espèce	6
Genres à deux espèces	2
Genres à trois espèces	2
Genres à quatre espèces	2
Genre à cinq espèces	1
Genre à sept espèces	1

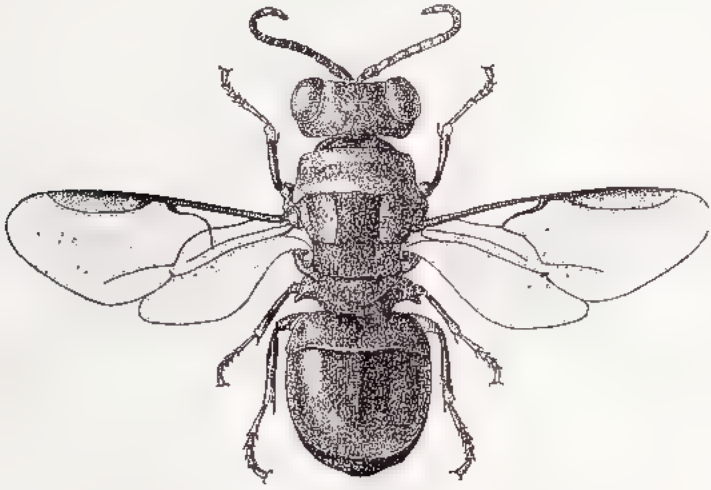


Fig. 80. *Hedychridium seyrigi* Zimm. (*Chrysididæ*)

Aucun genre endémique.

Répartition intérieure mal connue, et ne permettant aucune conclusion; une seule espèce commune à Madagascar et aux Comores (les autres espèces comoriennes sont africaines), aucune commune à la Réunion et à Madagascar (l'espèce réunionnaise est asiatique). Affinités nettement africaines.

Source : MNHN, Paris

Dryinidæ

Trente-six espèces se distribuent en vingt genres dont quatre endémiques. Les espèces sont toutes endémiques, ce qui n'est pas surprenant pour un groupe parasite.

La répartition des espèces s'établit comme suit :

Genres à une espèce	10
Genres à deux espèces	6
Genres à trois espèces	3
Genre à cinq espèces	1

L'insuffisante connaissance de la faune africaine rend difficiles les comparaisons. Citons cependant les genres *Thaumatodryinus* Perkins et *Echthrodelphax* Perkins connus seulement d'Australie et de Madagascar, et la tribu des *Bocchini* inconnue d'Afrique.

Sclerogibbidæ

Une espèce endémique : *Sclerogibba madegassa* Benoît (fig. 81), apparentée peut-être à une espèce africaine.

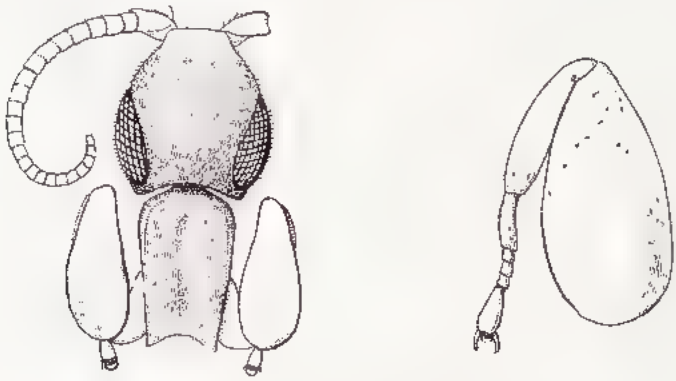


Fig. 81. *Sclerogibba madegassa* Benoît

SCOLIOIDEA

Scoliidæ

Famille encore insuffisamment connue, dont les larves se développent aux dépens de larves de Scarabéides préalablement paralysées. On ne connaît à Madagascar que deux genres, tous deux

Source : MNHN, Paris

complexes et à très vaste répartition, le genre *Elis* F. avec dix espèces (dont deux non endémiques) et le genre *Scolia* F. avec quatorze espèces dont une s'étend sur Aldabra, Cosmoledo et Astove.

Tiphiidæ

Famille parasite des larves de *Scarabæidæ*.

Trois sous-familles sont connues de Madagascar. Elles groupent quatre genres, tous répandus en Afrique ou largement hors de Madagascar, et onze espèces, endémiques, en général assez localisées dans l'Ile. La répartition par genre nous donne :

Meria Ill., une espèce;
Tiphia F. et *Anthobosca* Guér. Mén., chacun deux espèces;
Mesa Sauss., six espèces.

Mutillidæ

Famille encore très mal connue, groupant quarante-trois espèces endémiques, en cinq genres, surtout africains. Les genres *Ctenotilla* Bisch., *Mutilla* L., les sous-genres *Pristomutilla* Ashm., *Aureotilla* Bisch. du genre *Timulla* Ashm. ne sont représentés chacun que par une espèce dans l'Ile; en revanche le sous-genre *Chrysotilla* Bisch. compte une longue série d'espèces, le genre *Dasylabris* Radosz. cinq espèces et le genre *Stenomutilla* André sept espèces

Bien que nettement xérophile, la famille présente quelques especes de la forêt ombrophile, en particulier des *Stenomutilla* André qui parasitent les Limacodides

Methocidæ

Représentée par trois espèces endémiques du genre *Methoca* Latr., largement distribué en dehors de la Grande Ile. Ce sont des parasites de Cicindélides, famille bien représentée à Madagascar

Rhopalosomidæ

Famille connue de Ceylan, d'Afrique tropicale et d'Amérique; deux espèces endémiques, à distribution assez étendue dans l'Ile, l'une d'elles appartenant à un genre monotypique.

Source : MNHN, Paris

FORMICOIDEA

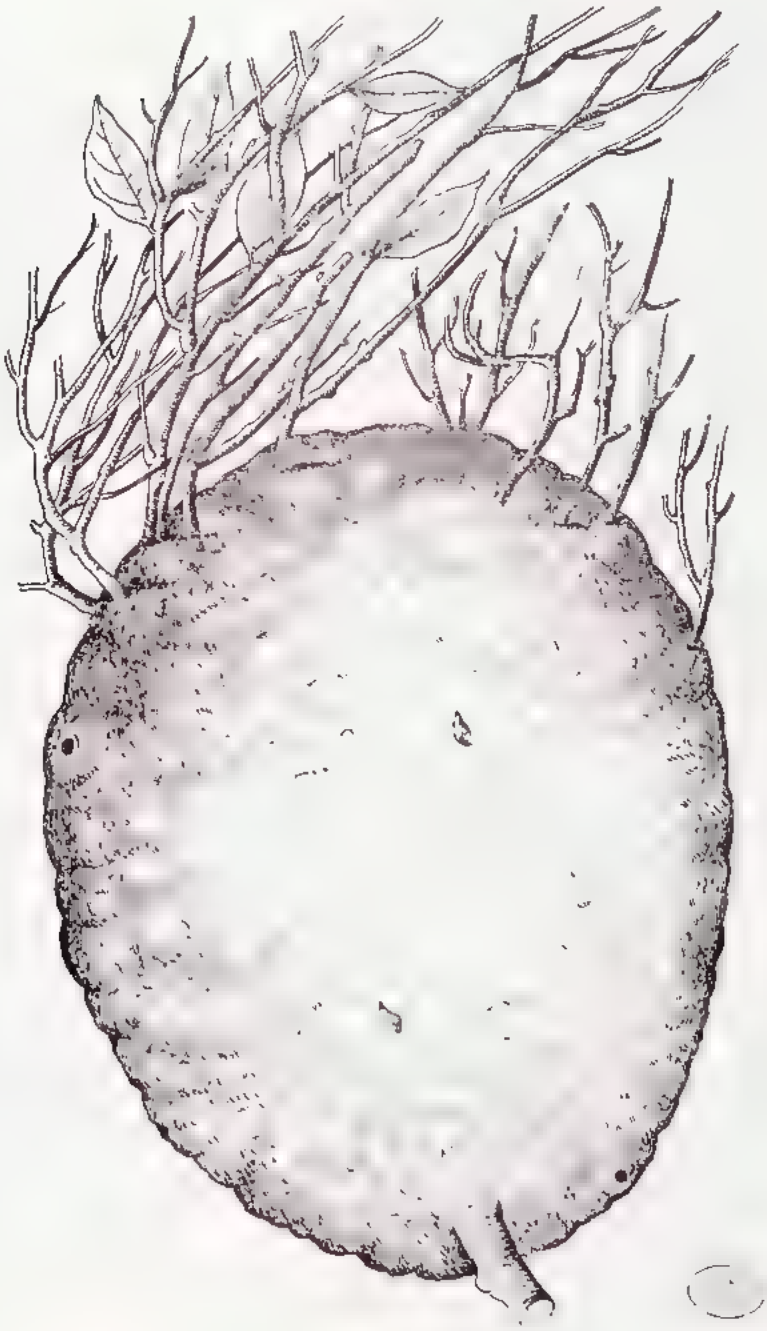


Fig 82. — Nid cartonné de *Camponotus* arboricole (*Formicidæ*)

Source : MNHN, Paris

Formicidæ

La famille est encore mal connue et de nombreuses espèces, en particulier endogées, attendent d'être étudiées En se basant sur le catalogue de WHEELER, on reconnaît à Madagascar cent quatre-vingt-dix-neuf espèces dont cent soixante-quatre endémiques. L'endémisme est très élevé par rapport à ce que l'on sait de la famille dans le reste du monde.

Les espèces se répartissent en trente-six genres dont huit endémiques, et la distribution des espèces est la suivante :

Genres à une espèce	8
Genres à deux espèces	10
Genres à trois espèces	3
Genres à quatre espèces	5
Genre à six espèces	1
Genres à sept espèces	3
Genre à onze espèces	1
Genres à quatorze espèces	2
Genre à quinze espèces	1
Genre à dix-neuf espèces	1
Genre à quarante-deux espèces	1

L'indice de spéciation est très élevé.

Les affinités sont surtout éthiopiennes, mais les éléments asiatiques sont assez nombreux, surtout parmi les formes forestières telles que le genre *Mystrium* Roger. Ce dernier est remarquable par son aptitude à paralyser des proies de grande taille, utilisées ensuite par ses larves.

POMPILOIDEA

Psammocharidæ

La famille est encore médiocrement connue. On a cependant signalé à Madagascar soixante-et-onze espèces dont soixante-huit paraissent endémiques; sur trente et un genres il n'y en aurait que trois endémiques.

La répartition des espèces par genre donne :

Genres à une espèce	16
Genres à deux espèces	5
Genres à trois espèces	4
Genres à quatre espèces	4
Genres à six espèces	2
Genre à sept espèces	1

Source : MNHN, Paris

Planche XII. — Chutes de la Namorona sur la falaise orientale. (Cliché Service Général de l'Information de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

La spéciation semble donc peu marquée, mais le groupe mérite une revision complète et un très gros matériel récolté par A. SEYRIG attend un spécialiste.

VESPOIDEA

Superfamille en cours de revision par les soins de GIORDANI SOIKA. En nous limitant au catalogue dressé par BEQUERT en 1928 et auquel rien ne paraît avoir été ajouté, on connaît soixante-trois espèces en sept genres. Douze espèces ne sont pas endémiques, mais certaines sont représentées à Madagascar par des formes spéciales

Parmi les espèces non endémiques, il est intéressant de noter la répartition de trois Odynères :

O. silaos H. Sauss. — Connue d'Afrique, de Madagascar et de la Réunion;

O. trilobus (F.) Lepel. — Connue d'Asie, des Chagos, de Maurice, de la Réunion et de Madagascar (1);

O. ventralis H. Sauss. — Connue d'Afrique et de Madagascar.

Il est intéressant aussi de noter la répartition de *Ropalidia fraterna* H. Sauss, connue de Madagascar et de l'île de Pemba.

La spéciation est très accentuée, car on a décrit treize espèces d'Odynères, neuf espèces de *Belonogaster* Sauss. et trente-cinq espèces de *Ropalidia* Lep.

SPHECOIDEA

Comprenant cent soixante-seize espèces réparties en trente-quatre genres, la superfamille ne compte que vingt-cinq espèces non endémiques. Le taux d'endémisme est donc de 85 p. 100. Aucun genre n'est endémique; un sous-genre le serait.

La répartition par genres donne le tableau suivant :

Genres à une espèce	10
Genres à deux espèces	5
Genres à trois espèces	7
Genres à quatre espèces	2
Genres à cinq espèces	4
Genres à sept espèces	2
Genre à huit espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genre à dix-sept espèces	1
Genre à dix-neuf espèces	1
Genre à vingt-trois espèces	1

(1) *Ropalidia macœensis* (F.) R C L Perkins a une répartition analogue mais encore plus étendue, car elle atteint les Amirantes, les Séchelles et Zanzibar.

Source : MNHN, Paris

La faune africaine comprend cinquante-cinq genres de Sphécides; il est remarquable que trente-quatre d'entre eux au moins (car comme le fait remarquer ARNOLD, la faune de l'Ouest malgache est à peine connue se retrouvent à Madagascar. Cette proportion est très supérieure à celle obtenue pour la plupart des autres groupes zoologiques.

La spéciation atteint très inégalement les divers groupes; elle est, en règle générale, très inférieure à ce qui est connu en Afrique. Cependant le genre *Crabro* Geoffr. (*sensu lato*), avec ses vingt-trois espèces opposées aux quarante-huit espèces de l'ensemble de la région africaine, constitue une exception à cette règle.

Il n'est pas sans intérêt de constater que les espèces africano-malgaches sont représentées dans la Grande Ile, indifféremment, soit par la forme type, soit par une race locale Ainsi des deux *Trypoxylon* Latr., des deux *Sphex* L., des quatre *Tachysphex* Kohl, des quatre *Crabro* Geoffr., ayant cette répartition, une espèce sur deux donne seule naissance à une forme locale malgache vicariante.

Notons aussi que les Sphécides malgaches considérés dans leur ensemble n'ont pas pris un type de coloration commun, comme cela se produit dans d'autres régions.

APOIDEA

Les *Apoidea* sont fort mal connus, aucun travail d'ensemble ne leur ayant été consacré; on a reconnu semble-t-il quatre-vingt-neuf espèces dont vingt et une endémiques.

Ces espèces se répartissent en vingt-quatre genres dont cinq endémiques.

La répartition par genres donne :

Genres à une espèce	10
Genres à deux espèces	4
Genres à trois espèces	2
Genre à quatre espèces	1
Genre à sept espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genre à onze espèces	1
Genre à douze espèces	1
Genre à quatorze espèces	1

Cette pulvérisation des espèces paraît assez remarquable mais peut tenir à l'imparfaite étude de la famille, et ne saurait être retenue ici.

Source : MNHN, Paris

Ordre des **Psocoptères**

L'ordre est à peine connu; un très riche matériel est en cours d'étude Les affinités paraissent surtout asiatiques, mais l'endémisme est très fort et, apparemment, la spéciation est accentuée Rien d'utile ne peut en être dit tant que les études de BADONNEL n'auront pas été publiées (1).

Ordre des **Mallophages**

L'ordre n'a pratiquement pas été étudié. Quelques espèces endémiques ont été décrites isolément par SÉGUY, WATERSTON, EMERSON, EICHLER, EWING et CLAY comme parasites d'espèces d'Oiseaux endémiques. L'étude de la faune parasite des Oiseaux endémiques serait à entreprendre complètement. L'endémisme spécifique paraît très élevé, comme il l'est également pour les Nématodes parasites L'endémisme générique semble sensiblement moins marqué. Un Mallophage est connu sur Lémurien.

Ordre des **Siphunculata**

Fort peu d'espèces ont été citées jusqu'ici. En dehors des Poux de l'homme, on ne connaît que : *Hæmatopinus suis* (L.) sur Porc domestique et sur *Potamochœrus larvatus* Cuvier, *Hæmatopinus*

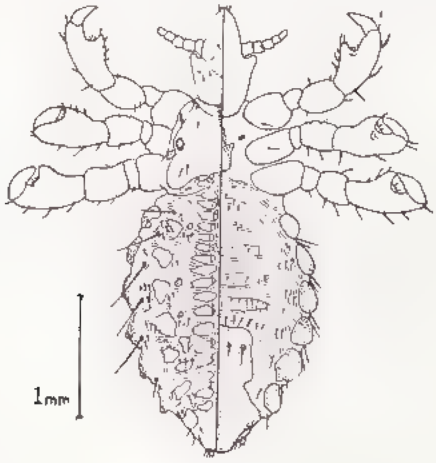


Fig. 83. — *Hæmatopinus palpebræ* Grétillat, d'après GRÉTILLAT

(1) Sur du matériel récolté plus récemment, entre autres par B R. STUCKENBERG et communiqué à SMITHERS, un premier contingent de trente-neuf espèces nouvelles vient d'être reconnu.

Source : MNHN, Paris

palpebræ Grétillat (fig 83 sur Zebu (1), *Holpopleura œnomydis* Ferris sur *Rattus rattus* L. sur la côte Est (espèce à vaste répartition, déterminée par Ferris, *Lemurpediculus verruculosus* (Ward) et *petterorum* Paulian, le premier sur *Microcebus*, le second sur *Lepilemur* Geoffr., *Phthirpediculus propitheci* Ewing sur *Propithecus* Edwardsi A. Grand. Nous avons en main un *Phthirpediculus* Ewing inédit sur *Abahis laniger occidentalis* Lorenz; une espèce proche d'*Holpopleura* Ferris et de *Polyplax* End. sur *Nesomys* Peters et un *Eulinognathus* sur *Hypogeomys antimena*.

Malgré le petit nombre d'espèces de Vertébrés Supérieurs malgaches, la liste des *Siphunculata* est certainement loin d'être complète.

Ordre des **Homoptères**

Cicadidæ

Les *Cicadidæ* sont représentés par de nombreuses espèces, encore mal connues, en majorité endémiques, et qui n'ont été l'objet d'aucune révision récente.

Cercopidæ

Richement représentée à Madagascar, la famille est encore imparfaitement étudiée On a signalé quarante six espèces en onze genres dont deux non endémiques.

La spéciation est très poussée dans le genres *Amberana* Dist. (endémique à neuf espèces), *Clovia* Stäl et *Literna* Stal (genres non endémiques) avec respectivement huit et quinze espèces. Plusieurs genres endémiques sont par contre monotypiques.

Jassidæ

Une révision récente, bien qu'incomplète, de la famille, a reconnu cent deux espèces dont quatre-vingt-treize endémiques. Ces espèces

(1) Il est remarquable qu'un animal importé domestique abrite un parasite endémique.

Source : MNHN, Paris

se répartissent en quarante et un genres dont vingt et un endémiques. La distribution des espèces par genre est la suivante :

Genres à une espèce	25
Genres à deux espèces	6
Genres à trois espèces	5
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genre à six espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genre à vingt-sept espèces	1

Remarquable est la spéciation dans les genres *Pœciloscarda* Metc. (27 espèces), *Coloborrhis* Germ., *Xestocephalus* Van Duzee et la spéciation au double niveau spécifique et générique chez les *Acostemma* Sign. et genres voisins.

Le genre *Paulianiana* Evans est un genre archaïque d'affinités néozélandaises, les genres non endémiques montrent des affinités africaines et asiatiques, et, par *Agalliana* Oman, américaines. Le genre *Ujna* se retrouve aux Séchelles.

Quelques espèces (dans les genres *Euscelis* Brullé, *Goniagnathus* Fieb., *Nephotettix* Mats., *Tettigella* China et Fenn) sont manifestement importées accidentellement; leurs affinités sont soit africaines, soit asiatiques.

Plusieurs genres africains dominants (tel *Camptelasmus* Spin. des *Ledrinæ* ou groupes africains importants *Aphrodinæ*) font défaut à Madagascar et, dans l'ensemble, la faune malgache ne reproduit pas la faune africaine.

Membracidæ

Une seule espèce a été signalée de Madagascar : *Anchon proximus* Signoret, 1860 (sub. nom. *Centrotus*); synonyme de *A. relatum* Dist. de Nigéria et jamais retrouvée à Madagascar, cette espèce doit être rayée de notre faune. Malgré la relative rareté des Membracides en Afrique, l'absence totale de cette famille dans la faune malgache est remarquable. L'aspect membracidomorphe des *Coloborrhis* Germ. est très remarquable et semble évoquer quelque remplacement écologique.

Fulgoridæ

Mal étudiés jusqu'ici, les Fulgorides comprennent le genre *Zanna* Kirk. avec une espèce se retrouvant en Afrique, une espèce vicariante endémique et une espèce de très petite taille, propre au Sud désertique, encore inédite; plusieurs espèces du genre *Belbina* Stal (fig. 84) et quelques espèces des genres *Cornelia* Stal et *Radamana* Dist.

Source : MNHN, Paris

Dictyopharidæ

Trois espèces (dont une, *Lyncides coquereli* Sign., se retrouve aux Comores) en trois genres.

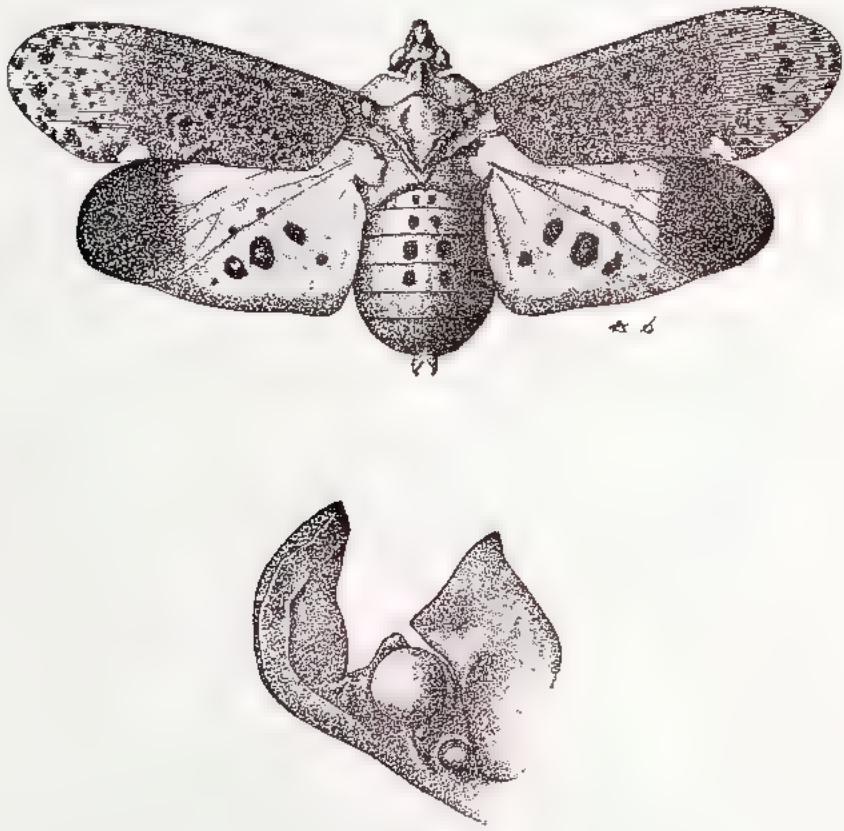


Fig. 84. — *Belbina* sp. (*Fulgoridæ*)

Flatidæ

La famille, encore mal connue, groupe soixante-neuf especes dont soixante-quatre endémiques, une se retrouvant aux Comores et quatre en Afrique, et une espèce endémique aux Comores; vingt-six genres dont huit endémiques.

Genres à une espèce	12
Genres à deux espèces	7
Genres à trois espèces	2
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genres à six espèces	2
Genre à quatorze especes	1

Source : MNHN, Paris

La spéciation est peu sensible dans les genres endémiques, très sensible dans les genres non endémiques. Les affinités sont surtout africaines, mais en réalité assez indistinctes.

Ricanidæ

Quarante-sept espèces endémiques. Douze genres.

Genres à une espèce	7
Genres a trois espèces	2
Genre à cinq espèces . .	1
Genre à neuf espèces	1
Genres à dix especes	2

Comme pour les *Flatidæ*, il est impossible de définir la répartition intérieure de la famille dans l'Ile.

Issidæ

Pratiquement inconnus; on a signalé neuf espèces en cinq genres, le genre *Trienopa* Sign. seul montre une certaine spéciation. La majorité des especes sont endémiques mais un *Trienopa* Sign. (*flavida* Sign.) se retrouve aux Comores et aux Séchelles. De nombreuses espèces inédites existent dans les collections

Cixiidæ

Trente deux espèces dont une se retrouvant en Afrique, une aux Comores, le reste endémique Sept genres dont trois endémiques (un troglobie) deux africano-malgaches, le reste à vaste répartition.

Genres à une espèce .	2
Genre à deux espèces	1
Genre à trois espèces	1
Genre à quatre espèces	1
Genre à six espèces	1
Genre à quinze espèces (*Brixia* Stal) ..	1

Répartition dans l'Ile : Ouest 8 (5); Nord 1; Centre-Est 10 (8); Sambirano 8 (6); Est Côtier 4 (3).

En réalité ces chiffres sont déséquilibrés par l'importance de certaines chasses récentes dans l'Ouest. Un gros matériel est encore à l'étude.

Source : MNHN, Paris

Derbidæ

Les *Derbidæ* malgaches sont nombreux, mais pas étudiés. Cinq espèces seulement, en quatre genres, ont été citées et se retrouvent aux Comores ou en Afrique.

Meenoplidæ

Trois genres non endémiques renfermant cinq espèces, dont les deux tiers des espèces ont été décrites au cours des dix dernières années; citons aussi *Kermesia hargreavesi* décrit d'Afrique Occidentale et *Nisia atrovenosa* Leth., espèce cosmopolite.

Delphacidæ

A peine connus, mais assez bien représentés dans l'Ile, en particulier par le genre *Perkinsiella* Kirk.

Acanaloniidæ

Pratiquement inconnus, un genre endémique monotypique.

Kinnaridæ

Absente de Madagascar, cette petite famille connue d'Amérique tropicale et d'Indo-Malaisie est parvenue à Maurice et à la Réunion; elle est très commune dans cette dernière île.

Tettigometridæ

Famille à peine connue, à Madagascar, par deux espèces africaines du genre *Hilda* Kirk.

Psylloidea

Le sous-ordre est très mal connu, et seules deux espèces à vaste répartition et d'intérêt économique, le Psylle de l'Oranger (*Spanioza erythreæ* d. G.) et un Psylle de l'*Hibiscus* ont été cités. En réalité les espèces, et en particulier les espèces cécidogènes, sont assez nombreuses. Certaines d'entre elles sont en cours d'étude.

Aleurodidea

Les Aleurodes malgaches ne sont qu'à peine connus, grâce aux récentes descriptions de TAKAHASHI fondées sur nos récoltes.

Source : MNHN, Paris

Soixante-dix-neuf espèces ont été signalées, dont deux seulement ne sont pas endémiques La spéciation est très accentuée chez les *Dialeurolonga* Dozier.

Six genres sont endémiques; parmi eux, le genre *Marginaleyrodes* Takah. compte cinq espèces.

L'ordre est trop mal connu en Afrique pour que les affinités des formes malgaches puissent avoir le moindre intérêt. Signalons seulement que les formes malgaches endémiques ne paraissent pas présenter de caractères exceptionnels.

Aphidoidea

Les Aphides sont à peine connus. On a énuméré trente-cinq espèces dont trois seulement sont endémiques. De ces dernières, l'une appartient au genre graminicole *Sitobion* Mordv. et vit sur *Pennisetum*. Il s'agit là d'un vicariant, sans doute récent, des *Sitobion* Mordv. de l'Est africain, dont deux autres espèces se retrouvent à Madagascar. Les deux autres endémiques, types de genres eux-mêmes endémiques, ont été récoltées, l'une (*Paulianaphis madagascariensis* Essig) sur Euphorbes coralliformes, l'autre (*Eonaphis pauliani* Essig dans les galles d'une Apocynacée endémique.

Les trente autres espèces sont des espèces banales, largement ubiquistes, et transportées par l'homme; elles s'observent sur une gamme étendue de plantes introduites et parfois sur des plantes endémiques

Coccoidea

Grande super-famille encore très peu étudiée à Madagascar mais dont cependant deux cent quatre espèces, réparties en cent cinq genres, ont été signalées. Sur ces espèces, il y a cent vingt endémiques; vingt-trois genres sont endémiques Cette proportion est remarquable pour un groupe généralement à très vaste répartition et aisément transporté par l'homme.

La répartition des espèces par genre mérite d'être relevée

Genres à une espèce	56
Genres à deux espèces	12
Genres à trois espèces	6
Genres à quatre espèces	8
Genres à cinq espèces	3
Genre à six espèces	1
Genres à sept espèces	2
Genre à neuf espèces	1

Source : MNHN, Paris

La spéciation est donc très peu marquée et le nombre de genres monotypiques très élevé. Ceci peut s'expliquer par la relative polyphagie de nombre d'espèces importées, polyphagie qui confère à la première importation un avantage considérable et oppose à de nouvelles indigénations une résistance certaine. Parmi les genres endémiques, plusieurs sont représentés par deux ou trois espèces. L'isolement des genres endémiques, et en particulier d'*Amelococcus* Marchal, *Gascardia* Targ. Tozz., et *Antandroya* Mamet est très fort.

Les affinités sont nettement africaines, avec parfois des relations avec les Mascareignes (*Euvoraspis* Mamet).

Ordre des **Hétéroptères**

Hémiptères aquatiques

Groupe comprenant plusieurs superfamilles mais biologiquement très homogène et qu'avec son meilleur spécialiste actuel, on peut étudier en bloc.

Il comprend à ce jour cent onze espèces réparties en trente-cinq genres. De ces espèces, dix-sept se retrouvent hors de Madagascar, en général en Afrique seulement. Cependant *Rhagovelia infernalis* Butl. est connu de Rodriguez et de la Réunion et *Limnogonus cereiventris* Sign. a des formes vicariantes aux Séchelles, à Maurice et à la Réunion.

Parmi les genres, sept paraissent endémiques.

La répartition des espèces par genre donne ce qui suit :

Genres à une espèce	18
Genres à deux espèces	7
Genres à trois espèces	2
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces	1
Genres à sept espèces	2
Genre à huit espèces	1
Genre à dix espèces	1
Genre à quatorze espèces	1
Genre à dix-huit espèces	1

La répartition intérieure est trop peu connue pour pouvoir être décrite, soulignons cependant l'étroite localisation de nombreuses espèces de *Microvelia* Westw., *Micronecta* Kirk., *Rhagovelia* Mayr et *Hebrus* Curtis.

Relevons aussi le fait qu'aux cinq espèces endémiques d'*Hydrometra* Latr. s'opposent deux espèces de *Gerris* F. et trois de *Limnogonus* Stal, toutes à vaste dispersion.

Source : MNHN, Paris

Dans la description des diverses espèces, Poisson souligne les affinités générales de la faune avec l'Afrique, mais rappelle l'existence d'affinités orientales et néotropicales. Le fait que plus des deux tiers des espèces ont été décrits au cours des dix dernières années, limite la portée de ces conclusions

Notons cependant le très faible développement des espèces lacustres typiques, malgré le nombre et la variété des nappes d'eau de grandes dimensions, et l'abondance extrême des formes ripicoles ou vivant dans les mousses humides. Aussi le faible développement des *Notonectidæ* et *Corixidæ* par rapport aux *Veliidæ*, *Hebridæ* *Microveliidæ*, etc. D'une façon générale les formes muscicoles ont une répartition plus étendue que les formes de grands lacs.

Géocorises

En sus des *Gelastocoridæ* et des *Gerroidea* traités avec les Hydrocorises, ce sous-ordre comprend tous les Hétéroptères Gymnocérates.

TELMATOBIOIDEA

Ochteridæ

Petite famille ne comprenant qu'une seule espèce malgache, du reste répandue sur tout l'ancien monde . *Ochterus marginatus* Latr.

Saldidæ

Famille peu répandue à Madagascar d'où trois espèces seulement sont connues.

Leptopodidæ

Trois espèces endémiques sont connues de Madagascar : *Valleriola strigipes* Bergroth, *Leptopus horwathi* Drake et Hotte et *Martiniola madagascariensis* (Martin).

REDUVIOIDEA

Comme pour les *Coreidæ*, la superfamille est très riche et très variée, mais à peine étudiée; nous ne pouvons dans l'état actuel

Source : MNHN, Paris

des connaissances que souligner l'abondance des Emésines, surtout cavernicoles.

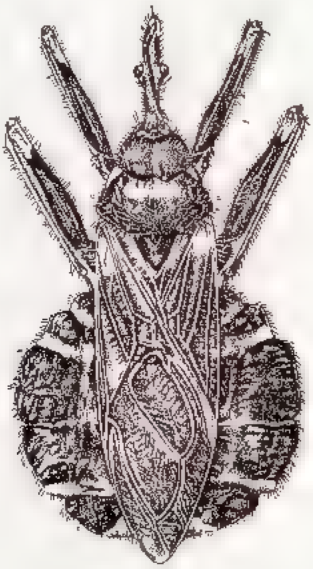


Fig. 85. — *Pantoleistes grandis* Distant (*Reduviidæ*).

HENICOCEPHALOIDEA

Petite superfamille récemment revue, groupant vingt-deux espèces, toutes endémiques, réparties en douze genres dont neuf endémiques.

Les espèces se distribuent comme suit :

Genres à une espèce	6
Genres à deux espèces	3
Genres à trois espèces	2
Genre à quatre espèces	1

Les affinités sont complexes; la sous-famille des *Ænictopechina* est australe, mais s'étend en Malaisie; la tribu des *Systelloderini* est remarquable par l'existence de cinq genres malgaches sur un total de huit genres mondiaux. Parmi ces genres, *Systelloderes* Blanch est austral (Nouvelle-Zélande, Madagascar, Amérique surtout méridionale, Afrique tropicale).

DIPSOCOROIDEA

Dipsocoridæ

La famille n'est connue à ce jour que par une seule espèce endémique appartenant à un genre austral (*Hypselosoma* Reuter).

Source : MNHN, Paris

CIMICOIDEA

Miridæ

Comme les *Coreidæ*, la famille paraît extrêmement riche, mais est à peine étudiée. La liste dressée par J. CARVALHO ne donne qu'une image absolument insuffisante de la faune totale; un très gros matériel attend d'être analysé.

Isometopidæ

La famille n'est connue que par une espèce endémique appartenant à un genre à affinités du reste imprécises et récemment remises en question

Cimicidæ

Famille à peine connue, renfermant à côté de la banale Punaise des lits, au moins un genre, parasite de Chiroptère, hautement spécialisé et endémique.

Anthocoridæ

Cf. *Coreidæ*. La famille, de recherche délicate, paraît peu riche, mais est représentée.

LYGÆOIDEA

La superfamille est bien représentée à Madagascar, mais pratiquement pas étudiée. Des familles connues (*Thaumastocoridæ*, *Lygæidæ*, *Berytidæ*, *Pyrrhocoridæ*) nous ne pouvons traiter ici que la dernière.

Pyrrhocoridæ

Petite famille formée de huit genres non endémiques, tous au moins africains, et de vingt espèces, dont quatorze endémiques.

La distribution ne paraît rien présenter de remarquable.

Le genre *Dysdercus* Amyot et Serville n'a donné aucune forme endémique.

CORIOIDEA

Coreidæ

La famille semble richement représentée, mais n'a été l'objet d'aucune étude locale depuis SIGNORET et nous ne pouvons en parler utilement.

Source : MNHN, Paris

PENTATOMOIDEA

Pentatomidæ

La famille a été récemment revue, ce qui fournit une base sérieuse de travail.

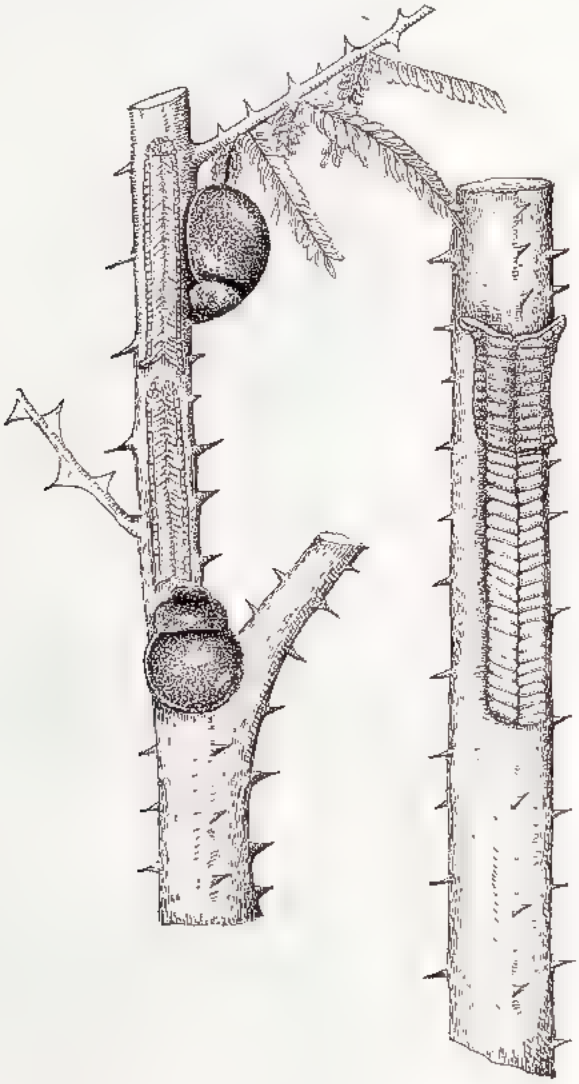


Fig. 86 — *Plataspis* Hope sur leur oothèque

On a signalé de Madagascar cent deux genres dont quarante-cinq endémiques, groupant deux cent vingt-sept espèces dont deux cent quatre endémiques.

Source : MNHN, Paris

Les affinités sont africaines ou indo-africaines

La pulvérisation spécifique est très peu poussée et on a la disposition suivante :

Genres à une espèce	57
Genres à deux espèces	19
Genres à trois espèces	11
Genres à quatre espèces	4
Genre à cinq espèces	1
Genre à six espèces	1
Genres à sept espèces	5
Genre à quatorze espèces	1
Genre à quinze espèces	1
Genre à seize espèces	1

Mais la pulvérisation générique à l'intérieur des tribus paraît compenser ici la classique spéciation telle qu'elle s'observe dans d'autres groupes. Ainsi CACHAN décrit huit genres endémiques, monotypiques ou au plus à deux espèces, très proches les uns des autres, parmi les *Halyaria*. Dans un groupe voisin, il crée six genres comprenant chacun de une à cinq espèces, mais tous très proches entre eux.

La spéciation est trop peu poussée pour pouvoir être analysée de près, cependant, d'une façon générale, elle atteint un genre seulement, ou deux au maximum, au milieu d'une série importante de genres pauci spécifiques. D'autre part, elle n'est sensible que dans les genres non endémiques (*Plataspis* Hope (fig. 86), *Coptosoma* Cast., *Dalpada* Amyot et Serv.) et est toujours faible dans les genres endémiques.

Cydnidæ

En apparence assez riche, cette famille n'a pas été étudiée à Madagascar depuis près d'un siècle.

ARADOIDEA

La superfamille comprend à Madagascar les trois familles des *Meziridæ*, *Anouridæ* et *Aradidæ*.

Trente-sept espèces (dont trente-quatre endémiques) de la superfamille sont connues de Madagascar, auxquelles il faut ajouter une espèce de l'île Tromelin (*Pictinus ? pauliani* China, que son auteur rapproche d'une espèce de Samoa et d'une espèce des Séchelles), une de la Réunion, deux de l'île Maurice; une des espèces malgaches se retrouve à Anjouan Les trois espèces non endémiques existent aussi en Afrique continentale.

Source : MNHN, Paris

Ces espèces se répartissent entre quatorze genres dont six endémiques (*Sarmilaia* Hoberl., *Paulianium* Hoberl., *Dysodiellus* Hoberl., *Psectrocoris* Us. et Mats., *Hoberlandtiessa* Us. et Mats., *Chlonocoris* Us. et Mats.).

La composition spécifique de ces genres est la suivante :

Genres à une espèce ...	5
Genres à deux espèces	3
Genres à trois espèces	3
Genre à quatre espèces	1
Genre à cinq espèces ...	1
Genre à huit espèces ...	1

Le genre *Mezira* Amyot et Serv., qui comprend huit espèces, est formé d'un certain nombre d'espèces étroitement localisées et de trois autres très largement distribuées, *M. madagascariensis* Hoberl sur l'Est, de Vohémar à Fort-Dauphin et dans la région de Maevatanàna à l'Ouest; *M. monedula* Stäl, de Diégo-Suarez au pays mahafaly sur tout l'Ouest, et *Mezira sulcicornis* Sign. qui occupe le Sambirano, tout l'Est et l'Ouest et se retrouve en Afrique Orientale.

Trois genres sont aptères, *Paulianium* Hoberl. (il est localisé sur le massif de d'Andohahelo dans l'extrême-sud de l'Ile), *Hoberlandtiessa* Us et Mats. et *Chlonocoris* Us. et Mats.

Les genres représentés sont, soit à très vaste distribution, soit exclusivement afro-malgaches (*Usingeria* Schout., *Strigocoris* Schout.). Même lorsqu'il s'agit de genres à vaste répartition, les espèces malgaches ont surtout des affinités avec les espèces africaines. Ainsi les *Aradus* F malgaches appartiennent au groupe exclusivement éthiopien de *A. flavicornis*, les *Carventus* Stäl relèvent du sous-genre éthiopien *Burgeonia* Schout.

Cependant *Mezira drakei* Hoberl. serait allié à un groupe d'espèces des Philippines et du Pacifique et *Neuroctenus chinai* Hoberl. à *N. gulliveri* China de Rodriguez.

En ce qui concerne la répartition intérieure dans l'Ile, on peut établir le tableau suivant :

Est : 18 (11);
Nord : 12 (5);
Centre : 11 (4),
Ouest et Sud : 10 (3);
Sud 1;
Sambirano : 9 (2);
Très vaste répartition : 7 (1).

Aucune espèce, sauf le *Paulianium delectum* Hoberl., ne peut être considérée comme montagnarde.

Source : MNHN, Paris

Planche XIII. — *Propithecus verreauxi* (courtesy Loomis Dean de Life Magazine, copyright Time Inc., 1958.)

Source : MNHN, Paris

TINGITOIDEA

Des deux familles de cette superfamille, les *Tingitidæ* sont très riches et spécialisés à Madagascar où l'endémisme est de règle; ils sont en cours de revision par le Dr DRAKE.

Ordre des **Thysanoptères**

L'ordre est encore à peine connu à Madagascar, et pratiquement pas étudié. Une quarantaine d'espèces ont été jusqu'ici identifiées; la majorité d'entre elles sont des ubiquistes ou des anthropophiles. Cependant, quelques endémiques ont été décrits ou reconnus et, pour certains genres, les affinités sont nettement africaines (cas du genre *Fulgorothrips* Faure) ou indo-africaines (cas du genre *Arrhenothrips* Hood). Deux genres au moins : *Panceratothrips* Bagnall et *Paulianothrips* Priesner, seraient endémiques.

MOLLUSQUES

Les Mollusques terrestres sont nombreux et variés, mais leur absence presque totale dans les formations anthropiques du Centre est remarquable.

Plusieurs espèces terrestres sont importées, tels les Achatines, venues d'Afrique, et *Zonitoides arboreus* (Say), espèce américaine distribuée par l'homme.

D'autres appartiennent réellement à la faune malgache : les genres *Clavator* Mart. (connu aussi comme fossile d'Afrique), *Helicophanta* Fér. et *Ampelita* Beck, endémiques.

Les formes aquatiques sont peu différenciées et peu variées. On connaît les genres *Bullinus* F., *Planorbis* Muell., *Unio* Retz, *Etheria* Oken, *Sphærium* Scop., *Pisidium* Pfeiff. et *Corbicula* Meg.

Les affinités sont nettement africaines et singulièrement avec les formes d'Afrique Equatoriale.

POISSONS

La faune est d'une extrême pauvreté. Sur quarante-huit familles représentées en Afrique, BERTIN souligne que vingt-trois seulement se retrouvent à Madagascar. Les familles typiquement africaines (Polyptéridés, Mormyridés, Characinidés et Cyprinidés, entre autres) y font défaut.

Des différences comparables se retrouveraient avec la faune de l'Inde.

Source : MNHN, Paris

Les familles les mieux représentées sont les familles marines ou euryhalines (Gobiidés par exemple). Les familles dulcaquicoles (Silurides, Cyprinodontidés, Centrarchidés et Cichlidés) bien développées à Madagascar, sont en fait représentées elles aussi par des genres euryhalins, d'estuaire.

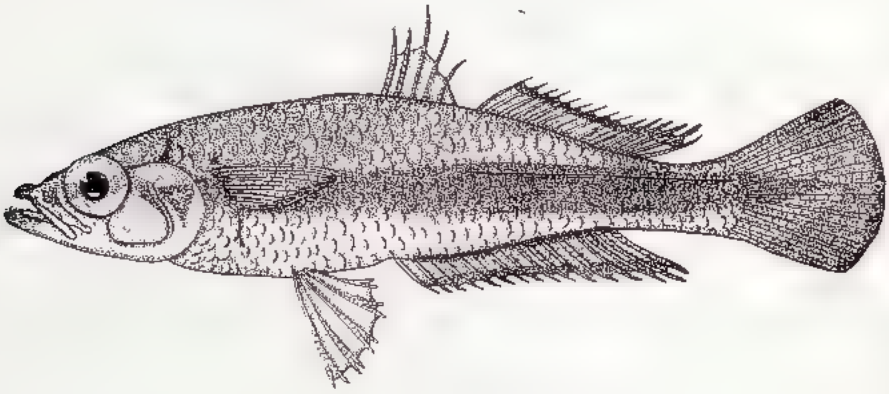


Fig. 87. — *Bedotia geayi* Pellegr.

Il n'existe pas de formes strictement d'eau douce.

Malgré cela l'endémisme est marqué. Sur soixante-dix-sept espèces réparties en trente-neuf genres, énumérées par ARNOULT (1959) et comprenant les formes acclimatées, vingt-cinq et huit genres sont endémiques (1).

Tout se passe comme si les Poissons n'avaient colonisé les eaux douces de Madagascar qu'après l'isolement de l'Ile mais que, pénétrant en eau douce, ils avaient subi une active spéciation. L'endémisme apparaît d'autant plus fort que le caractère dulcaquicole est plus accentué (les Cichlidés sont ainsi opposés aux Silurides)

Deux espèces d'un genre endémique sont cavernicoles.

REPTILES ET BATRACIENS

Batraciens

La faune des Batraciens malgaches est encore relativement mal connue, elle comprend environ cent cinquante-cinq espèces réparties en vingt genres et trois familles : Ranidés, Polypédatidés et Microhylidés.

(1) Un *Paretroplus* Bleek., endémique nouveau vient, en outre, d'être décrit.

Source : MNHN, Paris

Si *Rana tigrina* Dum., espèce asiatique, est maintenant bien indigénisée dans l'Ouest et autour de Tananarive, et si *R. mascareniensis* Dum. et Bibr. a également une vaste distribution hors de Madagascar, le reste de la faune est endémique.

Notons d'abord l'absence des Bufonidés et des Hylidés parmi les Anoures, des Apodes (connus pourtant des Séchelles) et des Urodèles.

Ces lacunes, et l'endémicité, soulignent l'originalité de la faune malgache et l'opposent aux faunes africaine et orientale. MOCQUARD considérait qu'elle définissait à ce titre une «région» malgache.

Sur les vingt genres connus, deux sont particulièrement diversifiés : *Mantidactylus* Boul. (42 espèces) et *Rhacophorus* K. et H. (44 espèces); les genres sont particulièrement nombreux parmi les *Microhylidæ*.

Bien que plus variés dans les stations de l'Est, on retrouve des Batraciens dans toutes les régions de l'Ile et même dans le Sud désertique et les plus hautes montagnes. Plusieurs espèces montrent des adaptations à la vie hors de l'eau, soit par une incubation spéciale des jeunes sous la mère (*Anodonthyla* Muell.), soit par des mœurs fouisseuses (*Discophus* Steind., *Pseudohemisus* Mocq.). Une espèce inédite de l'Andohahelo pond dans d'étroites fentes de rochers où la mère reste sur les œufs. Certains enfin sont liés aux phytotelmes.

Crocodiliens

Une seule espèce, *Crocodilus niloticus* Laur. est actuellement connue de Madagascar. La validité de l'espèce subfossile *C. robustus* Grand. et Vaill. est discutable.

Chéloniens

L'ordre est assez mal représenté dans l'Ile; il compte en effet sept espèces réparties en cinq genres; parmi les espèces, quatre sont endémiques; les genres sont, soit à vaste distribution, soit africains, soit orientaux.

On a signalé les affinités néotropicales des *Erymnochelys* Baur; en fait les formes de Tortues fossiles décrites du Fayoum montrent que les ancêtres des *Erymnochelys* Baur vivaient en Afrique continentale.

L'une des espèces endémiques de *Testudo* L., *T. yniphora* Vaillant est remarquable par son extrême localisation dans la région de la baie de Baly.

Source : MNHN, Paris

Lézards

Cinq familles sont représentées avec trente et un genres et cent cinquante et une espèces (en y comprenant les formes des Comores). La répartition est remarquable à la fois par l'intense spéciation des genres *Chamæleon* Gron (28 espèces), *Scelotes* Fitz. (24 espèces), *Phelsuma* Gray (10 espèces), *Phyllodactylus* Gray (10 espèces), *Lygodactylus* Gray (9 espèces) et *Zonosaurus* Boul. (10 espèces), et par le petit nombre de genres présents.

Gekkonidæ

C'est la famille la plus importante, avec pas moins de cinquante-quatre espèces réparties en treize genres. Les affinités en sont en partie africaines, en partie asiatiques. Les Gekkonides sont souvent anthropophiles, aisément transportés par l'homme, et de peu de valeur biogéographique.

Iguanidæ

Famille essentiellement néotropicale mais avec un genre (*Brachylophus* Wagl.) du Pacifique occidental et deux genres malgaches : *Hoplurus* Wiegm. avec six espèces, et *Chalarodon* Peters, monotypique.

Signalons, sans y attacher cependant trop d'importance, qu'un genre d'*Iguanidæ* américains (*Amblyrhynchus* Bell) fréquente les eaux marines. Les *Iguanidæ* malgaches sont, quant à eux, presque strictement xérophiles.

Gerrhosauridæ

Famille africaine, avec deux genres et douze espèces malgaches.

Scincidæ

Famille indo-africaine avec cinquante espèces dont vingt-quatre pour le seul genre *Scelotes* Fitz. Plusieurs *Scelotes* Fitz. sont aquatiques ou hygrophiles, ils montrent l'amorce d'une réduction des membres; les *Grandidierina* Mocq., *Acontias* Cuv. et *Paracontias* Mocq. sont fouisseurs et à pattes encore plus réduites que celles des *Scelotes* Fitz. Un *Pygomeles* Grand., inédit, est totalement apode.

Chamæleonidæ

Famille africaine avec quatre genres, dont deux endémiques et remarquablement spécialisés (*Brookesia* Gray et *Leandria* Angel). Le second monotypique.

Source : MNHN, Paris

La répartition des Lézards en genres et espèces n'est pas sans intérêt. Elle donne :

Genres à une espèce	12
Genres à deux espèces	6
Genre à trois espèces	1
Genre à quatre espèces	1
Genres à cinq espèces	2
Genres à six espèces	2
Genre à sept espèces	1
Genre à neuf espèces	1
Genres à dix espèces	3
Genre à vingt-quatre espèces	1
Genre à vingt-huit espèces	1

L'analyse chromosomienne par MATHEY a établi que les Caméléons malgaches, malgré leur variété apparente, n'appartenaient qu'à quelques-unes des lignées africaines.

Fig. 88. — Distribution de *Typhlops brahminus* (Daudin)

Serpents

Les Serpents de Madagascar montrent à la fois un très haut degré d'endémicité (vingt et un genres sur vingt-trois) et l'absence

Source : MNHN, Paris

remarquable de Protéroglyphes et de Solénoglyphes, ce qui correspond à l'absence des formes les plus récentes. Mais la découverte à Madagascar d'un Python fossile, alors que le groupe est absent de la faune actuelle, oblige à ne considérer ces traits qu'avec prudence.

Trois familles sont représentées.

Typhlopidæ

Un seul genre non endémique, dont le transport passif dans la terre ou les plantes, est très aisé (n'avons-nous pas trouvé un *Typhlops* Oppel sur le petit îlot corallien et sableux de Nosy Vorona au sud d'Androka). Des neuf espèces malgaches, une se retrouve largement distribuée autour de l'océan Indien, aux Comores et à Maurice (fig. 88). Les Comores hébergent en outre une seconde espèce, endémique celle-là.

Boidæ

La famille comprend la sous-famille des *Bolyerinæ* avec deux genres et deux espèces de l'île Ronde, près de l'île Maurice, et la sous-famille des *Boinæ* avec trois espèces malgaches. Elle ne se retrouve pas dans l'ancien Monde, mais est néotropicale.

Cependant, en signalant l'existence de *Bolyerinæ* fossiles à Maurice, Hoffstetter (*Bull Mus. Hist. nat Paris* (2) XVIII, 1946, p. 132-135) souligne leur parenté avec les Dolichosauriens marins et admet implicitement leur dérivation indépendante de celle des *Boidæ* américains. Ce qui résoud le problème biogéographique, bien évidemment, en le supprimant. Il est revenu sur cette conception en 1960 en supposant une évolution divergente, néotropicale et malgache, d'une souche commune.

Colubridæ

La famille groupe dix-sept genres et quarante-sept espèces réparties comme suit :

Genres à une espèce	6
Genres à deux espèces	4
Genre à trois espèces	1
Genres à cinq espèces	2
Genre à six espèces	1
Genres à sept espèces	2

Parmi les genres remarquables, figure le genre *Langaha* Brug., qui possède un dimorphisme sexuel très marqué par des saillies épineuses et charnues sur l'extrémité du museau.

Source : MNHN, Paris

L'éthologie de ces Serpents est peu connue, citons le *Madagascarophis colubrina* Schlegel, fréquent dans les fourmilières terrestres et les termitières, où il semble vivre en bonne intelligence avec ses hôtes.

OISEAUX

Les Oiseaux malgaches sont, dans la faune d'ensemble, exceptionnellement bien connus grâce aux efforts, entre autres, de LAVAUDEN et de l'expédition ARCHBOLD, RAND et DELACOUR de 1929. Aussi les récoltes plus récentes, telles celles du lieutenant colonel MILON à partir de 1947 et les nôtres, n'ont elles apporté que quelques

Fig. 89. — *Artamella viridis annæ* (Stejneger) (*Vangidæ*) (d'après GRANDIDIER)

sous-espèces nouvelles. On peut donc considérer les conclusions qu'autorise l'étude de la faune actuellement connue comme très proches de la vérité. Signalons que RAND a longuement discuté de la répartition intérieure des espèces d'Oiseaux malgaches, nous aurons à y revenir, et que BERLIOZ en a donné une analyse biogéographique très détaillée et fort pénétrante.

Source : MNHN, Paris

La liste des Oiseaux malgaches s'établit à deux cent trente-huit espèces ou sous-espèces résidantes, vingt-sept oiseaux migrateurs, accidentels ou marins et douze espèces douteuses. Les premières se répartissent en cent quarante-huit genres, donc la spéciation

Fig. 90. — *Vanga curvirostris curvirostris* (Linné) (*Vangidæ*) (d'après GRANDIDIER)

paraît, au premier abord, faible. Mais on sait que les coupures génériques n'ont pas la même valeur pour les Oiseaux et pour les Insectes par exemple. Il n'en est que plus remarquable de voir que

Source : MNHN, Paris

certains genres sont représentés à Madagascar par de nombreuses espèces. Il s'agit :

Ou bien de genres littoraux ou de genre d'Oiseaux de Proie (*Sterna* L., six formes, *Charadrius* L., six formes, *Falco* L., quatre formes);

Fig. 91. – *Philepitta castanea* (Muller) (d'après GRANDIDIER)

Ou de genres forestiers, parfois endémiques eux-mêmes (*Coua* Schinz avec treize formes, dont une sans doute récemment éteinte, *Neomixis* Sharpe avec sept formes).

Dans l'Ile, la spéciation subspécifique constatée est très nettement de type géographique mais l'on peut parfois se demander si certains auteurs, dont SALOMONSEN, n'ont pas basé, à l'occasion, de nouvelles coupes taxonomiques sur des critères géographiques plus que biologiques, en particulier lorsqu'il s'agit des sous-espèces altitudinales, et si la spéciation géographique n'apparaît pas, de ce fait, sensiblement exagérée

La spéciation peut être en mosaïque.

Ainsi les trois *Coua cristata* (L.) occupent : *cristata cristata* (L.), le Nord-Ouest, le Nord et l'Est; *cristata dumonti* Delacour, de Majunga à Morondava; *cristata pyropyga* (Grand), le Sud-Ouest à partir de Morondava.

Source : MNHN, Paris

Quatre formes de *Nesillas typica* (Hartl.) se répartissent comme suit : *typica typica* (Hartl.), Plateau central et Plateau sud; *typica ellisii* (Schlegel et Pollen), au nord d'Analalava et de Tamatave;

Fig. 92. *Tchitrea mutata mutata* (Linné) (d'après GRANDIDIER)

Source : MNHN, Paris

typica obscura Delacour, Namoroka et jusqu'à Tsiandro; *typica lantzii* (Grand.), Sud-Ouest et vers le Nord jusqu'à Maintirano.

Les quatre formes de *Neomixis tenella* (Hartl.) : *tenella tenella* (Hartl.), de Maintirano à Maroantsetra; *tenella decaryi* Delacour, Tsiroanomandidy, Ankavandra, etc.; *tenella debilis* Delacour, Sud et Sud-Ouest; *tenella orientallis* Delacour, Est et jusqu'à Manombo sur la côte Sud-Est

Fig. 93. — *Neomixis striagula striagula* Sharpe (d'après GRANDIDIER)

Il est remarquable de constater que les limites de distribution de ces sous-espèces diffèrent profondément d'une espèce à l'autre. Les zones de transition n'ont pas été spécialement étudiées jusqu'ici

La spéciation peut aussi être altitudinale :

Un cinquième *Nesillas typica* (Hartl.), *typica monticola* Salom., est propre au sommet du Tsaratanàna. Un *Saxicola* Bechst. est isolé en altitude à l'Ankaratra et au Tsaratanàna.

Sans vouloir reprendre ici l'étude très complète de BERLIOZ sur les affinités de l'avifaune malgache, il nous faut souligner :

a. L'existence de phylums de rang élevé (famille ou sous-famille) propres à la Grande Ile :

Les Æpyornithidés, aujourd'hui disparus;

Les Mesœnatidés, très isolés, mais peut-être à affinités néotropicales;

Les Leptosomatidés qui occupent aussi les Comores,

Les Philepittidés;

Les Vangidés, qui occupent aussi les Comores;

Les Hypositinés

b. La rareté des affinités orientales (*Ninox* Hodg., *Microscelis* Gray, *Copsychus* Wagl.) et l'absence de formes typiquement orientales comme la plupart des Galliformes.

Source : MNHN, Paris

En somme tout se passe comme si cette faune avait subi une très longue phase d'isolement.

MAMMIFÈRES

Rongeurs

Si l'on écarte les deux espèces cosmopolites *Mus musculus* L. et *Rattus rattus* L., on connaît de Madagascar dix-sept espèces endémiques de Rongeurs appartenant à huit genres différents, également endémiques.

Sauf Ellerman, les auteurs ont groupé tous ces rongeurs en une sous-famille spéciale, les *Nesomyinæ*, parfois élevée au rang de famille, rattachée à des formes fossiles du Tortonien de France. Simpson expliquait l'hétérogénéité des Rongeurs malgaches comme due à la convergence, les divers descendants d'un ancêtre unique qui aurait pénétré dans un domaine insulaire devant présenter une évolution rayonnante tendant à les rapprocher des différents groupes de Rongeurs existant en d'autres pays, et occupant les mêmes niches écologiques. Ellerman (1949) estime que les ancêtres des Rongeurs malgaches ne sont pas connus, qu'il n'y a pas de raison pour limiter l'arrivée des Rongeurs à Madagascar à une seule espèce originelle et que les huit genres endémiques appartiennent à plusieurs sous-familles, et suggère la présence des *Microtinæ* et des *Murinæ*.

Quoi qu'il en soit, les Rongeurs malgaches sont remarquables par leur très petit nombre (comparés à la très grande variété de Rongeurs africains), leurs caractères complexes et leur assez faible spéciation. Notons cependant l'éclatement subspécifique d'*Eliurus myoxinus* M.E., avec cinq sous-espèces; celui de *Brachytarsomys bastardi* M. E. et Grand, avec deux sous-espèces.

Notons aussi que les Rongeurs endémiques sont strictement localisés à la falaise orientale et à la côte Ouest et Sud.

Insectivores

Bien qu'assez peu variés, les Insectivores malgaches sont plus diversifiés que les Rongeurs. Ils appartiennent tous (à l'exception de deux espèces de *Crocidura* Wagl., dont une endémique mais à statut systématique discutable), à la famille des *Centetidæ* qui n'est connue, hors de Madagascar, que par des Musaraignes aquatiques ou subaquatiques d'Afrique Occidentale (Gabon et Côte-d'Ivoire) et du Tanganyika, et par le *Solenodon* Brandt de Cuba, mais qui est représentée dans l'Eocène et le Miocène d'Amérique du Nord et le Néogène inférieur de Patagonie

Source : MNHN, Paris

Les vingt-six espèces endémiques malgaches se répartissent en onze genres endémiques et deux sous-familles endémiques.

L'ordre est remarquable par la présence d'une grande Musaraigne aquatique, à biologie presque inconnue, par la forte spéciation du genre *Microgale* Thomas (onze espèces) et par la différenciation subspécifique d'*Ericulus setosus* (Schreb.) avec trois sous-espèces distinctes.

A l'inverse de ce qui se produit pour les Rongeurs, les Insectivores présentent des formes endémiques des Hauts Plateaux, comme si ils avaient pu mieux résister au changement de végétation de cette région déforestée.

Peut-être aussi l'intense colonisation des plateaux par les Rats qui, sans être anthropophiles stricts à Madagascar, montrent une tendance à l'anthropophilie, a-t-elle éliminé des Rongeurs endémiques.

Ongulés

Une seule espèce, *Potamochœrus larvatus* F. Cuvier avec deux sous-espèces.

Siréniens

Une espèce de Dugong fréquente les herbiers littoraux

Carnivores

Fig. 94 — *Cryptoprocta ferox* Bennett

L'ordre ne compte que douze espèces dont dix endémiques, toutes de taille faible ou assez faible. Ces espèces se répartissent

Source : MNHN, Paris

entre huit genres dont six endémiques, et cinq sous-familles dont trois endémiques

Les formes non endémiques sont un Chat sauvage et *Viverricula rasse* Horsf., espèce plus ou moins anthropophile, qui se retrouve à Socotra et aux Comores, comme aux Indes et à Ceylan, et semble originaire de Java.

L'isolement taxonomique des espèces endémiques est remarquable et les ancêtres du plus connu d'entre eux, le Cryptoprocte ou *Fosa*, paraissent se retrouver dans l'Aquitanien du Centre de la France

D'autres carnassiers sont connus à l'état fossile à Madagascar; un Cryptoprocte de grande taille, contemporain des Lémuriens géants, et l'*Æluriotis intermedia minor* connu aussi des phosphorites du Quercy.

Ces carnassiers appartiennent tous à des types primitifs; leur spéciation à Madagascar est très peu accentuée.

Chiroptères

L'ordre comprend vingt sept espèces réparties en vingt genres Un seule genre est endémique, le genre *Myzopoda* M. E. et G., type d'une famille spéciale à affinités sud américaines, et, peut-être, néozélandaises.

Les espèces endémiques sont relativement nombreuses (de l'ordre de dix-sept). La spéciation est très peu marquée, aucun genre ne groupant plus de trois espèces.

Les affinités sont africaines, mais deux genres sont typiquement orientaux : le genre *Emballonura* Temm., très primitif et purement indo-pacifique; le genre *Pteropus* Brisson qui, indo-pacifique, n'atteint l'Afrique qu'à l'île de Pemba, et nous donne un nouvel exemple d'un groupe qui, parvenu en fait jusqu'aux franges de l'Afrique, n'a pu s'installer sur le continent.

Primates

Alors qu'un Singe des Indes est indigénisé à Maurice, Madagascar ne possède encore comme Primates que les Lémuriens. Pour Hill (Primates. I. Edinburgh University Press, 1953) tous les Lémuriens malgaches, quelque différenciés qu'ils soient, appartiennent au sous-ordre des *Lemuroidea*, localisé actuellement à la Grande Ile et aux Comores, et connu sur place à l'état subfossile par une série de formes géantes. Les Lémuriens africains et asiatiques relèvent d'un sous-ordre différent, celui des *Lorisoidea*. Les fossiles de *Lemuroidea* sont connus d'Europe et d'Amérique du Nord

Source : MNHN, Paris

(paléocène et éocène) tandis que les fossiles de *Lorisoidea*, plus récents, sont localisés à l'aire actuelle de répartition du sous-ordre.

Signalons tout de suite que, malgré l'intense spéciation fossile et actuelle des *Lemuroidea*, les espèces comoriennes ne diffèrent pas spécifiquement des espèces malgaches, ce qui permet d'assurer avec certitude que les Comores ont reçu leurs Lémurs récemment de Madagascar, sans doute par transports humains volontaires.

La faune malgache compte environ quarante espèces ou races, groupées en trois familles vivantes et une famille fossile; les formes fossiles holarctiques se groupent en quatre autres familles. De nombreux subfossiles malgaches se rangent dans les familles actuelles, ils présentent alors en général des traces d'un gigantisme (*Daubentonia robusta* Grand.) qui caractérise par ailleurs la famille fossile des *Megalapidæ*. En dehors de ce gigantisme, les *Megaladapidæ* — si on y range le *Bradytherium* Grand. — montrent d'étonnants traits de convergence avec les Edentés néotropicaux. Mais de telles convergences, dans un domaine géographique où les Primates existaient pratiquement seuls, n'a rien de réellement surprenant.

Lemuridæ

La famille groupe deux sous-familles avec six genres actuels et un fossile. Une série d'espèces (*Microcebus* Geoffr., *Cheirogaleus* Geoffr., *Phaner* Gray) sont de très petite taille; les *Lemur* L. sont de plus grande taille. Des espèces fossiles sont rattachées au genre *Lemur* L.

Indriidæ

Réduits à une sous-famille actuelle, les *Indriidæ* comprennent trois genres actuels et quatre genres fossiles et une sous-famille fossile. La famille groupe les plus grands Lémuriens actuels et, avec le genre *Indris* Cuv., une forme qui peut se tenir dressée sur ses pattes postérieures et qui n'a pas de queue, montrant une très superficielle convergence avec les Anthropoïdes, et sans doute à l'origine des multiples légendes malgaches sur les pygmées.

Daubentoniidæ

Avec un genre actuel monotypique, à remarquable combinaison d'évolutions hypertéliques et de caractères primitifs.

La spéciation au niveau subspécifique, très poussée chez certains *Lemur* L. et chez les *Propithecus* Benn. (figs. 114, 115) est nettement du type géographique. Ajoutons que cette spéciation n'empêche pas l'hybridation, au moins en captivité; que les limites géographiques sont souvent formées par des fleuves de peu

Source : MNHN, Paris

d'importance (on sait depuis le voyage de BATES en Amazonie qu'il en est ainsi dans l'hylea néotropicale); que ces limites ne concordent en général pas avec les limites des groupements végétaux ou des zones climatiques. Nous reverrons ce fait à propos des Oiseaux. Il oblige à faire intervenir, dans la spéciation, d'autres facteurs que les facteurs purement écologiques, ou que la ségrégation physique, et de considérer que celle-ci pourrait être conséquence de celle-là.

3. ETAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LA FAUNE MARINE

Notre propos se limite à la faune terrestre et des eaux douces, et nous avons délibérément laissé de côté la faune marine.

Il est bon cependant de rappeler ici que nos connaissances sur cette faune sont pratiquement nulles. Tout au plus connaissons-nous à peu près la faune des Poissons, des Crustacés Décapodes, des Echinodermes et des Mollusques.

Pour être parfois très poussées, les études consacrées aux autres groupes ne portent trop évidemment que sur une partie de la faune totale.

Deux traits importants sont seuls à retenir ici :

– Beaucoup d'espèces littorales sont très franchement euryhalines et pénètrent plus ou moins profondément dans les eaux douces;

Beaucoup d'espèces côtières atteignent, au nord-ouest de Madagascar, l'extrême limite occidentale de leur répartition. Il s'agit de formes indopacifiques qui, suivant les courants est-ouest, atteignent Madagascar, parfois Zanzibar, mais en général pas l'Afrique continentale.

Les facteurs principaux qui commandent la répartition de cette faune marine, et en particulier la direction des courants, jouent certainement un rôle non négligeable dans celle de la faune terrestre et nous aurons à y revenir, mais les deux groupes de faunes sont soumis à de trop profondes dissemblances pour que nous puissions rechercher, dans la faune marine, d'utiles termes de comparaison.

Source : MNHN, Paris

Planche XIV. Famille de *Lemur catta*. (Cliché Loomis Dean Life Magazine, copyright Time Inc., 1958.)

Source : MNHN, Paris

TROISIEME PARTIE

LES PROBLÈMES BIOGÉOGRAPHIQUES

CHAPITRE PREMIER

COMPOSITION DE LA FAUNE DE MADAGASCAR

La rapide revue de la faune malgache à laquelle nous venons de nous livrer nous a montré, d'abondance, la complexité de cette faune et ses affinités apparentes multiples.

En 1952, par une analyse statistique limitée à quelques groupes choisis, nous avions établi le caractère nettement africain des animaux de Madagascar, caractère que la plupart des auteurs plus récents ont souligné avec force.

Nous ne reprendrons pas ici l'analyse statistique, qui ne saurait, de toute façon, nous donner plus que de très générales impressions; nous allons essayer, en analysant un par un les divers types de répartition des composants de la faune malgache, de pénétrer de façon plus précise sa structure et d'en dégager des traits plus précis, et surtout mieux soutenus, que ne permet de le faire l'étude purement quantitative. Bien entendu le groupement par catégories, auquel nous nous arrêtons, permet deux critiques théoriques : il comporte une part certaine d'arbitraire et il ne tient qu'un compte insuffisant des répartitions qui ne suivent pas un classement artificiel. Nous avons tenté de répondre à la seconde de ces critiques en examinant des cas de répartitions incomplètes aussi bien que des cas plus schématiques.

A. Les espèces dites de la région malgache

La notion d'une unité faunistique de la région géographique malgache (y compris Aldabra, les Séchelles, les Mascareignes et les Comores) est basée sur un petit nombre de faits indiscutables de répartition. Ceux-ci, considérés dans le cadre des faunes restreintes d'Aldabra ou des Mascareignes, pouvaient sembler probants. Ils perdent cependant beaucoup de leur importance lorsque l'on note la présence, dans ces îles, de paléoendémiques très tranchés et localisés à un seul archipel, voire à une seule

Source : MNHN, Paris

île. Ces formes isolées, nombreuses dans certains de ces archipels, et dont les plus connues sont fournies par les Oiseaux des Mascareignes, se rencontrent aussi parmi les Reptiles, parmi les Mollusques et parmi les Insectes

Cela rend d'autant plus nécessaire, avant de reprendre le problème du seul point de vue de la faune malgache, de procéder à un examen précis de la répartition des formes que l'on a pu considérer comme apportant des preuves de l'existence d'une faune homogène de la région malgache au sens ancien. Quelques genres de Coléoptères sont parmi les exemples les plus couramment cités : le genre *Cratopus* Schœnh. des Curculionides, le genre *Sponsor* Cast. et Gory des Buprestides, nous y ajouterons, entre autres, le genre *Lonchotus* Burm. des Scarabéides et divers Cérambycides.

Le cas des Cratopus *Schœnh.* (fig. 95)

Le tableau ci-après dresse la liste des espèces de *Cratopus* Schœnh. connues, le genre ne débordant pas des limites de la zone géographique considérée.

TABLEAU DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES DU GENRE «CRATOPUS SCHŒNH.»

	Madagascar	Réunion	Rodrigues	Comores	Europa	Aldabra	Madagascar (1)	Glorieuses	Séchelles
Triangularis Boh.	+								
Marginatus Boh.		+							
Chysochlorus Boh	+	+							
Bouroni Hust.		+							
Magnificus Hust.			+						
Rorki Hust.			+						
Marmoreus Boh.	?	+							
Var. *pulverulentus* Hust.							+		
Var. *cœsius* Hust.		+							
Septemvittatus Deyr		+							
Striga F.	+								
Circumcinctus Boh		+							
Armatus Hust.	+								
Melanocephalus F.	+								
Sumptuosus Boh	+								
Frappieri Deyr.		+							
Sandi Deyr		+							
Aurostriatus Fairm.								+	+
Segregatus Champ.				+					+
Mutuus Champ.		+							+
Desjardinsi Fairm									
Arcuatus Hust.	+								

(1) Le Sainte-Marie

Source : MNHN, Paris

	Maurice	Réunion	Rodriguez	Comores	Europa	Aldabra	Madagascar (1)	Glorieuses	Seychelles
Convexicollis Hust.		+							
Cariei Hust.	+								
Pilosus Hust.	+								
Lotus Boh.		+							
Viridilimbatus Hust.	+	+							
Var. *concolor* Hust.	+								
Nigrogranatus Fairm.	+								
Inornatus Wat.			+						
Punctum F. (2)	+	+							
Ictericus Boh.		+							
Virescens Wat.			+						
Denudatus Fairm.				+					
Roseus Hust.	+								
Variegatus Hust.	+								
Ditissimus Boh.				+			+		
Var. *lepidopterus*		+		+			+		
Viridisparsus Fairm.				+		+			
Gloriosus Richard								+	
Cavifrons Richard					+				
Subdenudatus Richard				+					
Griseovestitus Linnell								+	
Adpersus Wat. (3)	+								+
Psittacus Fairm.	+								
Ovalis Hust.	+								
Molitor Boh.	+								
Viridulus Hust.	+								
Griseoviridis Hust.	+	+							
Nanus Boh.		+							
Parvus Deyr.		+							
Murinus Boh.	+	+							
Caliginosus Boh.	+	+							
Alboscutellatus Boh.		+							
Moreli Deyr.		+							
Leucophœtus Boh.		+							
Humeralis Boh.	+	+							
Scapularis Deyr	+	+							
Fulvescens Boh		+							
Roralis F.	+								
Sanguinicollis Cl.	+	+							
Tristis Hust.		+							
Perturbatus Boh.	+								
Æneoniger Hust.	+	+							
Angustatus Boh	+	+							
Confusus Boh.	+								
Brunnipes F.	+	+							

(1) Ile Sainte-Marie.
(2) Une race (*Emmerezi* Hust.) sur l'île Ronde.
(3) De Juan de Nova, Farquhar, Amirantes, Assomption, Astove, Aldabra, Cosmoledo, Chagos, Cargados Carajos, Coetivy et Tromelin

Source : MNHN, Paris

Il s'agit d'un genre dont les adultes sont phyllophages, polyphages, et dont les larves se développent sans doute en terre, au détriment des racines de plantes diverses. Soixante-trois espèces et quelques formes ont été décrites; le genre est, nous le voyons, essentiellement propre aux Mascareignes. Cinq espèces sont connues des Comores; la répartition de quatre de ces espèces dans l'archipel nous a paru mériter d'être précisée ci-dessous car elle renforce l'image que nous donne la répartition générale du genre

	Grande-Comore	Anjouan	Moheli	Mayotte	Pamanzi
Ditissimus Boh.				+	+
Var. *lepidopterus* Deyr.					
Viridisparsus Fairm.	+				
Subdenudatus Richard					
Segregatus Champ.	+				

Quatre espèces se retrouvent aux Séchelles; Europa, les Glorieuses, ont chacune une ou deux espèces endémiques; Aldabra partage une espèce avec les Comores; enfin une espèce est connue de Maurice, des Séchelles et de pratiquement tous les atolls de la région, y compris Juan de Nova et Tromelin, et non compris Aldabra. Etant donné que les espèces endémiques des Glorieuses et d'Europa n'ont été isolées que tout récemment par RICHARD, peut-être les populations de certains de ces atolls ont-elles en réalité atteint le niveau d'espèces reconnaissables, mais encore innommées, ce qui réduirait l'extension de *C. adspersus* Wat. Cette espèce à vaste distribution vit, à l'état adulte, entre autres sur *Tournefortia argentea*, plante halophile caractéristique des atolls de l'océan Indien, mais à vaste répartition circumtropicale.

Enfin Madagascar ne possède que trois espèces, localisées en réalité à l'île Sainte-Marie.

On voit aisément qu'une telle distribution et la présence de *Cratopus* Schœnh. jusque dans les îles du sud du Canal de Mozambique, alors qu'ils sont absents de la Côte occidentale de Madagascar, ne peut s'expliquer qu'en supposant une distribution passive par les courants, les Oiseaux de mer peut-être, et les vents; l'indigénation à Madagascar de formes sans doute différenciées, initialement, aux Mascareignes, s'est heurtée à la difficulté de prendre pied dans une zone pourvue déjà d'une très riche faune de Curculionides Brachyrhynques. Cette conception est renforcée par le fait que les espèces signalées de Madagascar ne sont pas endémiques mais se retrouvent soit à

Source : MNHN, Paris

la Réunion, soit aux Comores ,et singulièrement à Mohéli, Mayotte et Pamanzi Or, on connaît l'intensité des échanges commerciaux, aux temps de la navigation à voile, entre la Réunion et les

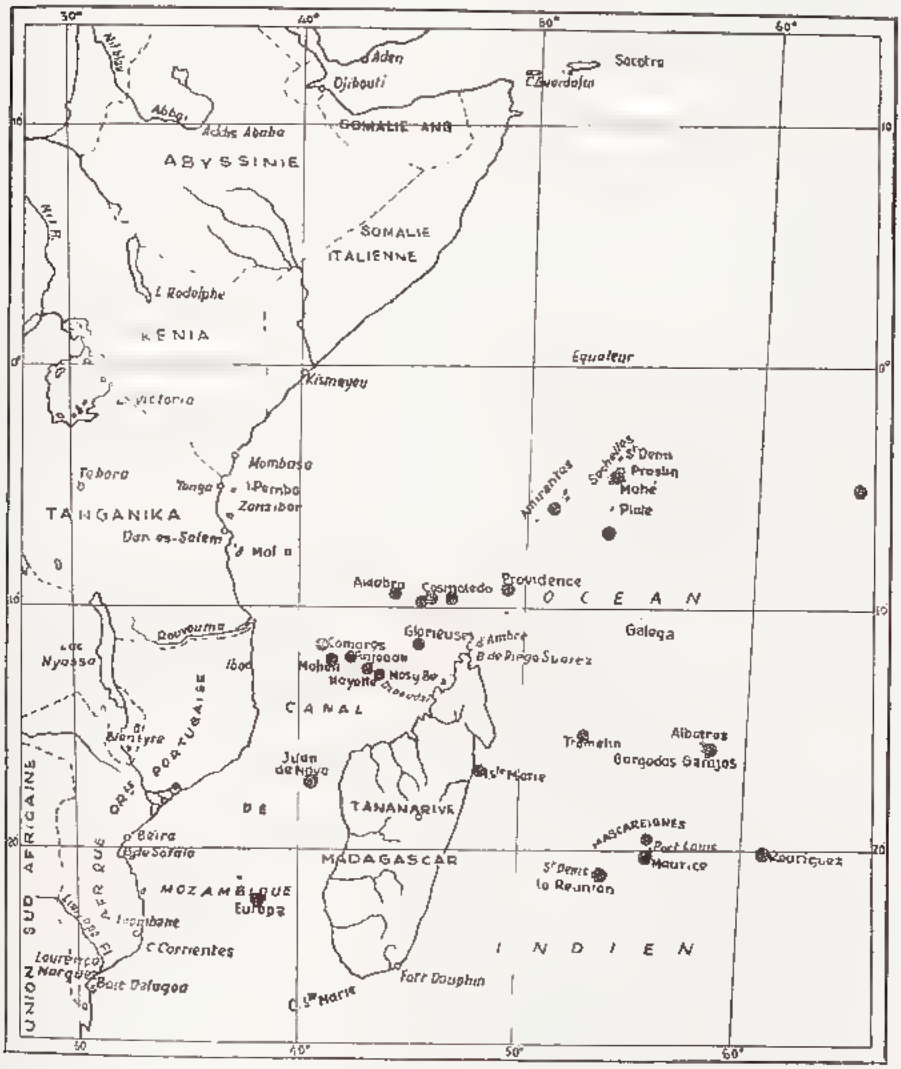


Fig. 95. — Distribution du genre *Cratopus* Schœnh

établissements français de Sainte-Marie; on sait aussi que les pirogues de guerre betsimisaraka quittaient cette même région de la côte Est, chaque année, pour aller razzier Mayotte et Mohéli.

Nous avons donc là un genre :

a. Sans espèces endémiques à Madagascar;

Source : MNHN, Paris

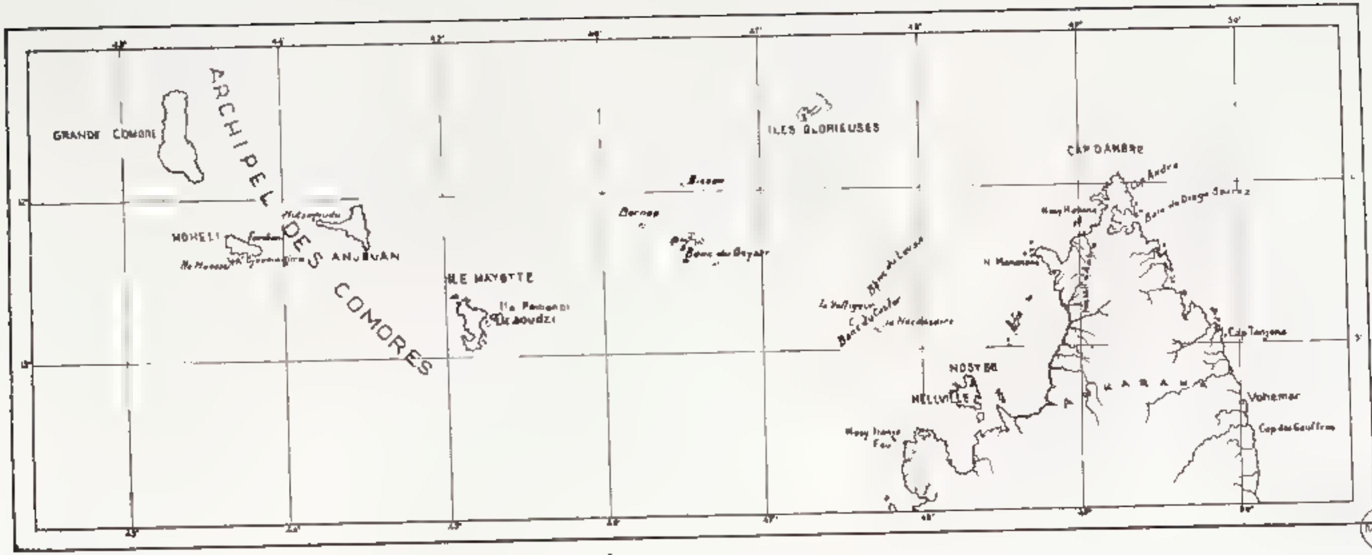


Fig 97. — Les îles du Nord-Est de Madagascar

Source : MNHN, Paris

b. Avec des espèces endémiques sur des îlots aussi peu importants et aussi totalement coralliens qu'Europa et les Glorieuses,

c. Dont une espèce, au moins, a réussi à atteindre tous les atolls de la région, sans doute par mouvements passifs, indépendants de l'homme, puisqu'elle a atteint Tromelin qui n'a été touchée que deux ou trois fois par des navires avant que l'espèce y ait été récoltée;

d. Localisé à l'ensemble de ce que l'on est convenu d'appeler la région malgache;

e. Particulièrement varié dans les deux îles volcaniques de Maurice et de la Réunion, où il représente pratiquement seul les Brachyrrhynques.

Ces faits sont totalement opposés à ceux que l'on pourrait attendre s'il avait existé une unité de la faune de la région malgache au sens ancien.

Le cas des Sponsor *Cast. et Gory*

Ce genre de Buprestides comprend cinquante huit espèces, dont trois asiatiques ne sont rattachées au genre qu'avec doute.

Ces espèces sont réparties comme suit :

Ile Maurice	24	
Ile Maurice et île de la Réunion	1	(avec une sous-espèce spéciale à chaque île)
Ile de la Réunion ...	1	
Ile Rodriguez .. .	1	
Madagascar	26	
Aldabra	1	
Zanzibar . . .	3	
Congo Belge ..	1	

Cette répartition est en apparence sensiblement différente de la précédente Elle nous montre un genre bien différencié à Madagascar et à Maurice mais presque absent à la Réunion. Ce genre a colonisé Aldabra, mais fait défaut aux Comores. Son absence sur les atolls ne saurait être retenue car elle peut tenir à la pauvreté de la végétation de ces îles (1) Un telle distribution du

1) Fryer écrivait déjà à propos d'Aldabra et des autres atolls : «The land fauna of Aldabra, probably on account of the greater extent and age of the land, also because of its more varied vegetation, is larger than that of any of the neighbouring coral islands».

Source : MNHN, Paris

type «lacunaire» ne peut s'expliquer que par les hasards des transports accidentels. Le genre peut être né à Madagascar, ou à Maurice, et, de là, il a conquis Rodriguez et Aldabra. La pénétration en Afrique et aux Indes peut être supposée secondaire si elle est confirmée par l'étude taxonomique précise des espèces en cause. Le développement récent de la taxonomie de la faune malgache nous a en effet montré, dans la majorité des cas, la nécessité d'isoler génériquement les formes malgaches et les formes africaines considérées précédemment comme congénériques.

Le cas des Lonchotus *Burm.*

Ce genre endémique malgache, de huit espèces décrites (et six à sept espèces inédites) comprend une espèce, par ailleurs bien tranchée, de l'atoll d'Astove (1). Il s'agit là d'un genre malgache dont l'expansion est à peine commencée et dont l'indigénation par introduction accidentelle n'a réussi que dans un seul îlot extérieur et dans l'une des Comores. C'est en somme le cas extrême, le point de départ, d'une série que couronnent les *Cratopus* Schœnh.

La répartition des *Prionidæ* du genre *Hovatoma* Lameere peut en être rapprochée ici. Les vingt-cinq espèces actuellement connues ont la répartition suivante :

Madagascar	17 endémiques et 1 se retrouvant aux Comores;
Comores	3 endémiques et 1 malgache;
Maurice	1 endémique;
Rodriguez	1 endémique,
Séchelles	1 endémique;
Afrique Orientale	1 endémique.

On doit penser que le genre, différencié à Madagascar, a secondairement gagné certaines des îles avoisinantes (il est à Maurice, mais pas à la Réunion, à la Grande-Comore mais pas à Mayotte) et même, comme les espèces citées plus loin, Zanzibar et la Côte Sud-Orientale de l'Afrique.

1) Une espece vient d'être décrite des Comores

Source : MNHN, Paris

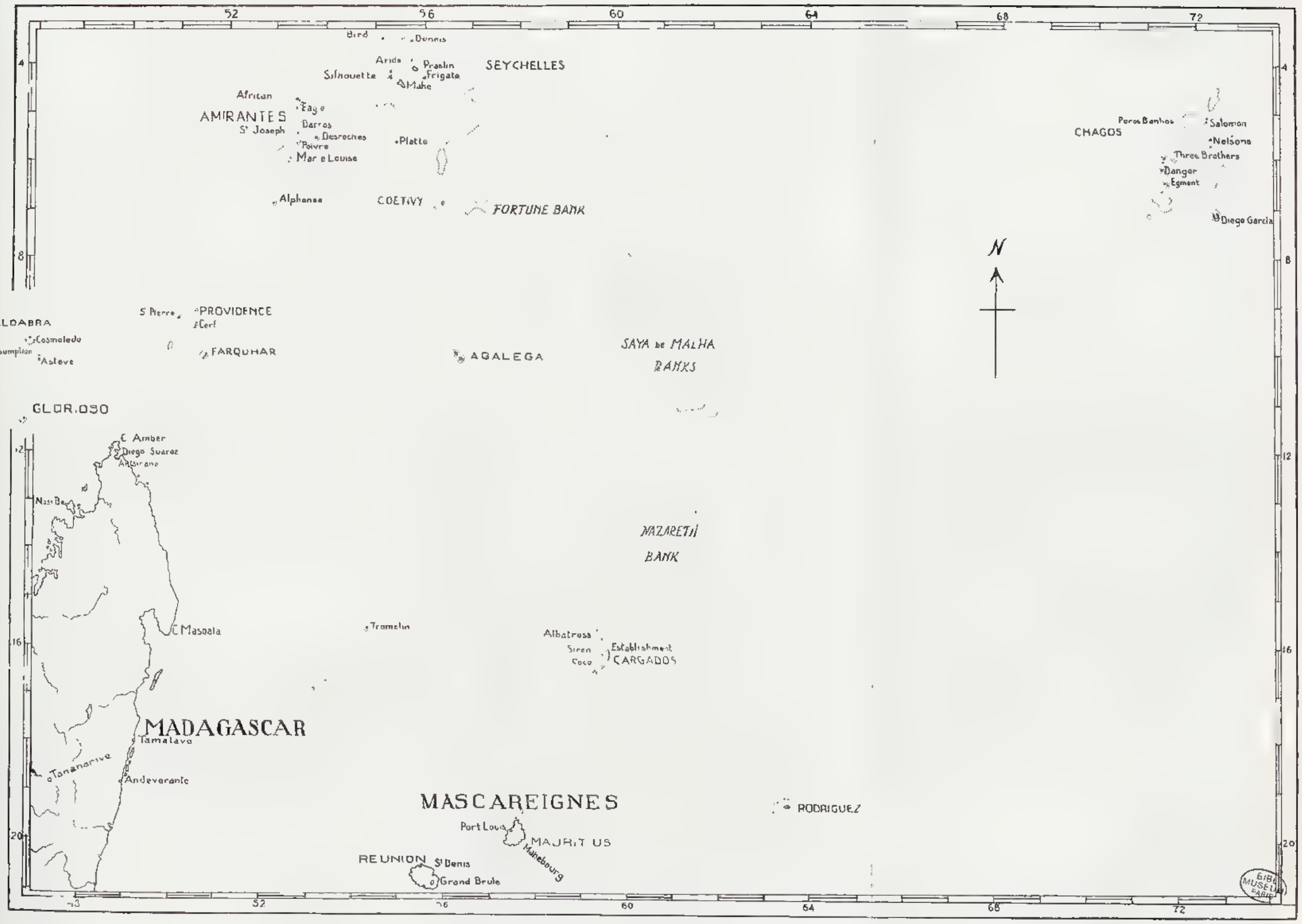


Fig. 96. — Les îles du Nord Ouest de Madagascar, d'après Scott

Source : MNHN, Paris

Le genre *Batrachorrhina* Chevr. comprend de son côté :

Madagascar	37 endémiques;
Comores .	3 endémiques;
Maurice . .	2 endémiques;
Maurice et la Réunion	1 espèce;
Rodriguez . .	1 endémique.

Cette répartition est analogue à la précédente bien que plus restreinte, puisque n'atteignant pas l'Afrique Continentale; mais le genre manque à Aldabra.

Citons encore les trois seuls genres de *Nogodinidæ* connus de la dition (au reste à la fois très proches parents et endémiques) :

Exphora Sign., Madagascar;

Laberia Stål., Maurice;

Osaka Dist., Aldabra et Séchelles.

Les *Raphidæ* avec des genres endémiques disparus à Maurice, la Réunion et Rodriguez.

Le genre *Nesillas* Oberh. vit à Madagascar, aux Comores, aux Séchelles et à Rodriguez, il a disparu de Maurice et de la Réunion.

Le genre *Alectrænas* Gray (Pigeon bleu) couvre par des espèces différentes Madagascar, les Comores (avec une sous-espèce à Adalbra), Maurice (avec une espèce éteinte en 1830), et les Séchelles.

Le genre *Terpsiphone* Gloger se trouve à Madagascar, aux Comores, aux Séchelles, à Maurice et à la Réunion.

Les Plocéines

Nous suivons pour ce groupe la récente analyse de MORIAU.

Les Tisserins de la région malgache peuvent, à première vue, paraître appuyer l'hypothèse d'une unité zoologique de la région, ne serait-ce que par leur isolement d'avec les formes africaines.

Le groupe est en effet représenté dans notre dition par deux genres : *Ploceus* Cuv. (strictement malgache, avec deux espèces localisées l'une à la pulvisilva, l'autre à l'Ouest) et *Foudia* Reich. endémique de la région. Dans ce dernier genre, on connaît deux espèces malgaches, la première, *omissa* Rothsch., a donné naissance à des races endémiques sur chacune des Comores à Aldabra et

Source : MNHN, Paris

à Maurice. De la forme mauricienne dérive, mais au niveau spécifique, celle de Rodriguez.

L'espèce des Séchelles dérive elle aussi d'*omissa* Rothsch. soit directement du stock malgache, soit du stock déjà différencié aux Comores.

A cet Artenkreis, s'oppose *F. madagascariensis* (L.) qui paraît avoir été un endemique malgache mais a envahi toutes les îles de la région, et jusqu'à Sainte-Hélène de l'autre côté de l'Afrique. Mais cette extension, en grande partie due directement à l'action de l'homme, est largement récente. Sa pénétration à Maurice daterait du XVIIIe siècle, à Rodriguez il est arrivé après 1865, il était connu des Chagos en 1885; aux Comores, depuis 1888 à Mayotte et aujourd'hui sur toutes les îles; aux Séchelles il est apparu à Mahé en 1866 et à depuis recouvert toutes les îles de l'archipel, depuis 1958 on le connaît des Farquhar et des Amirantes

Mais l'espèce paraît faire défaut à Aldabra, Astove, Cosmoledo et Assomption.

L'extension récente de *F. madagascariensis* (L.), la possibilité de faire dériver les endémiques des diverses îles de *F. omissa* Rothsch. montrent bien comment, par le simple jeu des transports accidentels, un peuplement apparemment homogène a pu recouvrir des îles parfaitement isolées.

De telles répartitions peuvent s'expliquer :

a. Par l'arrivée, sur l'un des groupes d'îles, d'un représentant de la famille, puis son passage de proche en proche apres début de différenciation. Cette diffusion, en quelque sorte, étant facilitée par la proximité;

b. Par l'ancienneté très grande du groupe et sa survie dans ce domaine insulaire seul, ce qui amène à considérer comme affines des formes qui n'ont entre elles que les plus lointains caractères de parenté. C'est cette seconde position qui a été retenue par les partisans de l'unité de la région malgache.

De façon très schématique, on peut dire que les espèces ou les genres communs à Madagascar et aux Mascareignes sont au moins aussi souvent des formes à dominance orientale que des formes à dominance africaine. Or les éléments orientaux sont en très faible minorité dans la faune malgache qui est typiquement africaine. Il y a dans ce contraste un argument de poids en faveur du rôle que les courants et les vents auraient joué pour la diffusion des éléments qui couvrent aujourd'hui la «région malgache», par

Source : MNHN, Paris

opposition au rôle de communications directes hypothétiques qui n'auraient pu que renforcer le peuplement du type africain.

Un point qui paraît avoir échappé aux partisans de l'unité de la région malgache au sens ancien est que si bon nombre d'espèces sont en effet connues à Madagascar et aux Mascareignes, d'une part pratiquement aucune d'entre elles n'atteint Rodriguez, d'autre part, beaucoup de taxa sont connus de Madagascar et de Maurice, ou de la Réunion, mais pas des deux grandes Mascareignes à la fois. Une telle distribution est impensable en termes d'unité géographique. Elle s'explique au contraire très facilement par les transports passifs. Ce qui est vrai des espèces a toutes chances de l'être aussi des genres (les genres *Batrachorrhina* Chevr et *Nesillas* Oberh. étant de très rares exceptions).

L'évolution foncièrement différente de la faune des trois Mascareignes, qui rejetterait leur isolement dans un passé très reculé, non compatible avec leur géologie, parle encore dans le même sens Un bon exemple nous est donné par les *Tipulidæ* du genre *Nephrotoma* Meigen, africano-malgaches, avec six espèces de la Réunion, non représenté à Maurice et à Rodriguez

Les différences entre les Mascareignes ne ressortent pas seulement du domaine qualificatif, mais aussi du quantitatif. CONDÉ, étudiant les récoltes de RÉMY, souligne que les Campodéides sont plus variés, mais aussi incomparablement plus nombreux à Maurice qu'à la Réunion. Cette plus grande richesse relative de la faune mauricienne dans le domaine mascareigne présente un caractère très général. Or la variété des biotopes, bien plus grande à la Réunion, la bien plus faible destruction des formations naturelles (toutes proportions gardées) dans cette dernière île, ne permettraient pas d'expliquer la pauvreté relative de sa faune qui, malgré l'imperfection des recherches, peut être considérée comme certaine, en termes de communications directes. L'extrême pauvreté de Rodriguez, même en faisant la part des dimensions réduites et des destructions dont cette île a été l'objet, parle dans le même sens.

La comparaison de la répartition de divers endémiques de la région malgache souligne le caractère «accidentel» (1) de l'extension hors de Madagascar de certaines espèces.

Ainsi pouvons-nous établir le tableau suivant :

Precis rhadama Guér. Madagascar, Mascareignes, Comores, Mozambique;

1) Parmi les facteurs responsables de cette distribution figure, bien entendu, le pouvoir spécifique de dispersion et d'indigénisation.

Source : MNHN, Paris

Precis orythia madagascariensis Guér. : Madagascar, Cosmoledo, Assomption;

Pheropsophus humeralis Chaud. . Madagascar, Grande-Comore, Aldabra;

Heterocerus vulpes Grouv. : Madagascar, Aldabra;

Arrhinotermes candifrons Sjöst. . Madagascar, Aldabra, Amirantes, Séchelles;

Bembex madecassa Sauss : Madagascar, Glorieuses, Assomption, Cosmoledo, Aldabra;

Cerceris neutra Sauss. · Madagascar, Glorieuses, Aldabra;

Scolia hyalinata Sich · Madagascar, Cosmoledo, Astove, Aldabra.

D'autres espèces des îles voisines, mais manquant à Madagascar, ont une répartition analogue :

Le genre *Ropica* Pascœ comprend un *Ropica sechellarum* Breuning endémique des Séchelles et un *Ropica signata* Pic de l'Inde du Sud, Ceylan, Sumatra, les Maldives, les Comores et Maurice.

Ægophagamyia (*Triclida inornata* Austen est connue des Séchelles et des Glorieuses.

Coptops ædificator (F.), espèce africaine, se retrouve aux Séchelles, à la Réunion et Maurice, mais pas à Madagascar; le genre comprend par contre des espèces endémiques à Madagascar, aux Séchelles et aux Comores.

Batocera rufomaculata De Geer, espèce indienne, se retrouve à la Réunion et à Maurice, à Mohéli et à la Grande-Comore, mais pas à Madagascar.

Parmi ces répartitions incomplètes de la région malgache, au sens ancien du terme, le genre de Blattides *Margattea* Shelf. mérite d'être cité. Absent de Madagascar, de Maurice et de la Réunion, le genre est connu des Séchelles, Amirantes, Aldabra, Chagos, Cœtivy, Farquhar, Cargados et de Rodriguez distribution accidentelle typique.

D'assez nombreuses formes sont propres aux Séchelles et à Rodriguez ou à une autre des Mascareignes (le genre *Tropicis* Scott par exemple). D'autres sont connues de deux des Mascareignes et pas de la troisième Ainsi le genre endémique de Tropiduchide *Clardea* Stäl, avec seulement deux espèces de la Réunion et une de Rodriguez, mais inconnu de Maurice.

Malgré leur grande mobilité, les Macrochiroptères du genre *Pteropus* Brisson vont nous donner encore un excellent exemple de l'hétérogénéité de la faune de la région malgache Certes, *Pteropus rufus* Geoffr. appartient à un sous-groupe dont toutes les espèces se trouvent sur le domaine insulaire étudié, avec

Source · MNHN, Paris

P. comorensis Nicoll aux Comores (sauf à la Grande-Comore), *P. aldabrensis* Trœ à Aldabra, *P. seychellensis* M. E. aux Séchelles et *P. niger* (Kerr), aux Mascareignes (sauf Rodriguez Mais trois autres sous-groupes de *Pteropus* Brisson colonisent en partie cette aire, et aucun de ceux-ci ne se retrouve à Madagascar. En effet, le sous-groupe de *P. melanopogon* Schlegel est représenté à Anjouan des Comores (*P. livingstonii* Gray), le sous-groupe de *P. hypomelanus* Temminck à la Réunion et à Maurice (*P. subniger* Kerr) et le sous-groupe de *P. lombocensis* Dobson à Rodriguez (*P. rodricensis* Dobson [1]).

Les Bihoreaux montrent des faits analogues :

Butorides striatus est représenté aux Comores, à Aldabra, Assomption, Diego Garcia, Maurice et Rodriguez par des formes dérivées de la sous-espèce asiatique *javanicus* (Horsf.). A Madagascar, aux Séchelles et sans doute à la Réunion, les formes observées s'apparentent à la sous-espèce africaine *atricapillus* Afz Quel plus bel exemple d'introductions accidentelles, dues uniquement au hasard, et soulignant l'existence aux Comores d'éléments orientaux manquant à Madagascar.

Parmi les groupes dont la répartition souligne la coupure entre Madagascar et les Mascareignes, signalons d'autres Oiseaux encore

C'est ainsi que le genre *Cinnyris* Cuv., avec des formes endémiques d'origine africaine à Madagascar, aux Comores, à Aldabra et aux Séchelles, n'a pas atteint les Mascareignes.

La faune subfossile et fossile soulignerait encore les différences entre les Mascareignes et Madagascar (2). On a signalé de la Réunion un Anatidé subfossile de grande taille *Sarcidiornis mauritianus* Newton et Gadow, auquel répondent à Madagascar des espèces qui appartiennent à d'autres genres (*Chenalopex*, *Centrornis*).

Le Dronte, le Solitaire de Bourbon et celui de Rodriguez forment une famille spéciale, les Raphidés, parente des Columbiformes, mais sans aucun représentant à Madagascar La Huppe de la Réunion, même si elle présentait un vicariant à Rodriguez, est également distincte des Oiseaux malgaches Berlioz du reste, à propos des «Oiseaux bleus» de la Réunion, écrit : «Ce ne serait d'ailleurs pas le seul exemple d'une espèce ayant existé à la fois à Madagascar et à la Réunion, à l'exclusion originellement des

(1) Qui aurait aussi existé dans la forêt, aujourd'hui disparue, de l'île Ronde, près de Maurice

(2) Nous ne suivrons pas ici Hachisuka, dont les reconstructions ont un caractère trop hypothétique, mais Berlioz

Source : MNHN, Paris

autres Mascareignes» Pour qui pense à la proximité de Maurice, à l'étroite analogie de faune générale et de flore existant malgré tout entre les deux principales Mascareignes, ce type de distribution souligne l'hétérogénéité de la «région malgache» plus que son homogénéité

Mais beaucoup d'autres exemples, tous parlant dans le même sens, seraient fournis par les Arthropodes terrestres ou dulcaquicoles. Le cas des cavernicoles est aussi expressif Nous avons vu la composition de la faune cavernicole malgache Or, à la Réunion on ne connaît qu'un Staphylinide troglobie; à Maurice, un Hydrophilide, un Opilion et un Gryllide (*Myrmecophila* Latr., anthropophile à vaste distribution accidentelle); à Rodriguez, un Tartaride. Dissemblance totale et non parenté, entre les diverses Mascareignes et entre chacune de celles-ci et Madagascar.

L'hétérogénéité de la faune des Mascareignes se retrouve dans sa flore.

C'est ainsi que WIEHE (1948, p. 288) signale que, tandis que les Sapotacées forment l'élément dominant de la strate arborée de la forêt mauricienne, il n'existe qu'une seule Sapotacée à Rodriguez. De même, les Orchidées terrestres manquent dans cette dernière île

Et ces différences systématiques accompagnent des différences physionomiques. Les arbres de la forêt indigène de Maurice sont remarquables par leur vaste réseau de racines superficielles, tellement développées que l'on marche sans cesse, sous bois, sur des racines et non sur le sol; cette disposition, qui se retrouve à la Réunion, est donnée comme une adaptation aux cyclones Or à Rodriguez les arbres de la forêt indigène ne présentent qu'un système radiculaire banal.

Il est difficile de ne pas voir là un argument très fort – la flore étant, en partie par suite de sa moindre richesse, bien mieux connue que la faune – en faveur de l'isolement originel de ces îles et de leur peuplement strictement individuel. Parlent dans le même sens l'existence de mégaendémiques mauriciens : *Nesosisyphus* Vinson, *Nesovinsonia* Mart et Perr., ou réunionnais : *Diastrophella* Riv., sans proches parentés malgaches. Mais l'ensemble des îles de la dition, par son isolement d'avec les autres masses continentales, par la relative proximité entre beaucoup de ses éléments il ne faut pas oublier que la Réunion est visible du sud de l'île Maurice [1]), constituait une zone favorable aux échanges entre voisins plutôt qu'avec l'Afrique ou l'Asie. Qu'il en soit résulté une certaine

(1) Un haut fond existe entre Maurice et la Réunion, reste, peut-être, d'un piton volcanique exondé qui a pu réduire encore plus la distance existant entre les deux Mascareignes. Il atteint — 80 mètres

Source : MNHN, Paris

homogénéité, rien de plus naturel. Que cette homogénéité exprime une unité constitutionnelle, les exemples ci-dessus montrent que rien ne permet de l'affirmer.

B. Les affinités africaines

L'essentiel de la faune malgache se rattache, nous venons de le redire, au fond de faune africain; si beaucoup de groupes récents de l'Afrique Continentale (Ongulés, Bufonidés, *Zonabris* Har., *Gymnopleurus* Ill., *Copris* Geoffr., etc.) font défaut à Madagascar, du moins la majorité des groupes africains ont-ils des représentants dans la Grande Ile.

C'est peut-être l'absence d'éléments africains récents qui a amené Rand à considérer que, mis à part quelques émigrants accidentels récents, l'avifaune malgache n'était pas africaine. Un examen superficiel des Mammifères, des Reptiles et des Batraciens, justifierait la même affirmation, démentie par l'étude des autres groupes et même souvent par l'étude plus attentive de ces groupes eux-mêmes.

Lorsque Rand estime que l'avifaune malgache diffère plus de l'avifaune africaine que celle-ci ne diffère de l'avifaune indienne, il nous donne peut-être la clef de ce caractère aberrant de la faune des Vertébrés malgaches. C'est que, tandis que la faune des Invertébrés africains tire ses caractères d'un fond de faune africain archaïque, la faune des Vertébrés comprend en majorité des immigrants relativement récents et d'origine orientale ou dérivant d'ancêtres du bassin oriental de la Méditerranée, qui ont aussi colonisé l'Asie tropicale.

Mais, s'il est relativement aisé de reconnaître le caractère proprement éthiopien de la plus grande partie de la faune malgache, il est singulièrement plus malaisé d'établir la part relative des divers éléments éthiopiens dans ce peuplement.

Le point de départ d'une telle étude est, bien entendu, la récente et remarquable carte des divisions chorologiques d'Afrique Continentale de Th. Monod.

Nous constatons alors aussitôt que les éléments africano-malgaches ont des distributions africaines très diversifiées. Il paraît impossible, dans l'état actuel de nos connaissances sur la faune africaine, d'évaluer l'importance relative des différents éléments rencontrés, mais leur existence même est aisée à établir. Nous pouvons reconnaître ainsi, en choisissant, dans chaque cas particulier, quelques exemples précis :

a. Des éléments de l'extrême-sud de l'Afrique; c'est pour eux que Jeannel a proposé la création d'une unité nouvelle, la

Source : MNHN, Paris

Sudamadie. Ces éléments sont relativement communs parmi les Coléoptères : Psélaphides, *Neomnematium* Janss., *Hopliinæ*, entre bien d'autres; ils se trouvent dans de nombreux groupes, citons par exemple les *Acrocerida* du genre *Thyllis* Er., les Tipulides du genre *Ceratolimnobia* Alex., etc. La parenté de *Gryllotalpa madecassa* Chop. et de *G. devia* Sauss., du Cap, nous en fournit encore un, auquel s'ajouteraient de nombreux Microlépidoptères décrits par MEYRICK.

Parmi les formes connues non seulement du Cap et de Madagascar, mais encore de certaines zones d'Afrique Orientale, on peut admettre qu'il en est dont l'extension septentrionale sur le Continent est récente et dont, par conséquent, les affinités sont, du point de vue malgache, typiques de l'Afrique du Sud. Tel est le cas du Dytiscide *Canthyporus pauliani* Guign. du sommet du Tsaratanàna, qui représente seul à Madagascar ce genre propre à l'extrême-sud de l'Afrique, mais dont un représentant est isolé en altitude sur le Kilimandjaro. Il serait possible de citer de nombreuses autres formes ayant cette répartition;

b. Des éléments de la zone littorale tropicale du Natal, fort peu nombreux. Nous pouvons citer la petite sous-famille des *Eustadiini*, celle des *Nycteropini* (domaine forestier oriental de MONOD);

c. Des éléments plus largement répandus dans la zone de la forêt tropicale ou équatoriale. Tels sont les genres *Aulonocnemis* Klug, *Ryparus* Westw., *Philharmostes* Kolbe, *O'biogaster* Ost. Sack., *Mesochria* End. (domaine atlantico-congolais de MONOD);

d. Des éléments localisés dans les savanes ou les prairies Sud et Est africaines. Tels les Mantides *Telomantis* G.T., *Hoplocorypha* Stal, les Coléoptères *Cyaneolytta* Pér. (domaine oriental de MONOD);

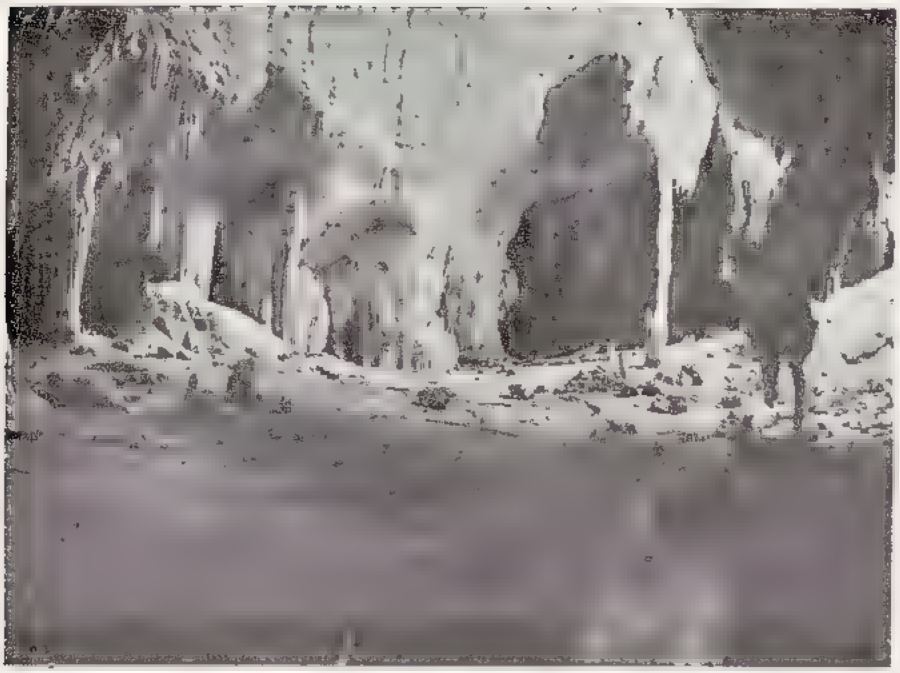
e. Des éléments, très rares et en apparence aberrants, Ouest africains. On ne peut guère citer que *Leptosia nupta* Butl.

Toutes ces catégories ne sont pas représentées dans toutes les coupes systématiques. Certains groupes comme les Diptères (B. STUCKENBERG, *in litt.*), dont les affinités africaines sont manifestes, appartiennent uniquement aux catégories *b*, *c*, *d*.

Bien entendu, et sauf pour le dernier cas où l'on peut penser soit à une convergence, soit à la relégation aux deux extrémités de l'aire constatée, cette complexité de la faune correspond avant tout à l'occupation de zones écologiques différentes. En particulier les éléments *b* et *c* s'opposent, à Madagascar comme en Afrique, aux éléments *d*; les premiers sont forestiers et liés à la forêt humide, les seconds sont propres aux savanes, aux prairies ou aux forêts caducifoliées.

Source : MNHN, Paris

a



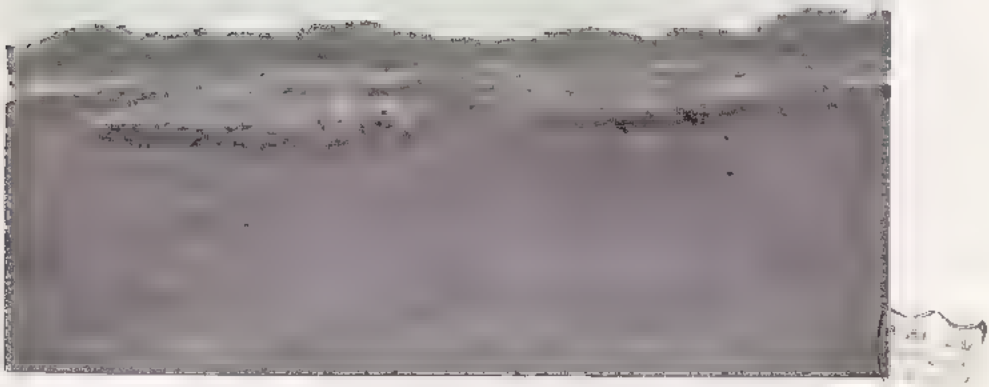


Planche XV. — *a*. Une salle de la grotte d'Andranoboka près Majunga (Cliché Service Géologique de Madagascar);
b. Ile Europa : coraux surélevés et forêt d'*Euphorbia*. (Cliché Service général de l'Information de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Mais beaucoup d'éléments du groupe *a*, localisés en Afrique à une zone de climat méditerranéen ou de climat aride, occupent à Madagascar les biotopes les plus divers, depuis la pluvisilva jusqu'au subdésert.

Pour rendre compte de cette hétérogénéité de la faune africano-malgache, nous ne voyons que deux explications possibles :

1° Les localisations géographiques constatées en Afrique sont secondaires et le peuplement de Madagascar est intervenu à un moment où la faune africaine ne s'était pas encore adaptée aux divers biotopes actuels; le parallélisme écologique constaté pour certains groupes tiendrait alors à d'identiques possibilités génétiques évolutives, présentes à la fois dans le stock africain et dans le stock malgache. Mais s'avère alors très difficile l'explication de l'indifférence écologique, à Madagascar, des formes du groupe *a*, et de la dominance des formes ailées bon voiliers parmi les formes des groupes *b* et suivants;

2° Le peuplement de Madagascar s'est fait par apports successifs. Il retrace, dans sa complexité, l'évolution de la faune africaine des bords du canal de Mozambique. Mais la durée de ces passages a dû être considérable le temps nécessaire pour que le régime de la côte africaine du canal de Mozambique passe du désert à la savane, puis à la pluvisilva, ou vice versa, une ou plusieurs fois. Or, les faits géologiques s'opposent à une telle multiplicité de communications terrestres, étalées dans le temps, entre l'Afrique et la Grande Ile.

Les passages entre les deux terres, sauf à la période précrétacée de leur jonction, n'ont donc pu être qu'accidentels, à travers l'étendue marine du canal. Ce qui est conforme à ce que l'on peut établir par ailleurs.

Mais alors, ne peut-on penser que les formes du groupe *a*, qui ont réussi l'occupation presque totale des milieux disponibles à Madagascar, alors qu'elles sont écologiquement localisées en Afrique, ne doivent ce succès qu'à leur pénétration très précoce dans la Grande Ile. Ne doit-on pas supposer que les éléments des groupes *b* et *c*, forestiers, ont pu être introduits pendant une longue période postérieure à celle des formes *a*. Que les formes du groupe *d* ont pu s'acclimater alors que la désertification de Madagascar commençait, soit, comme le pensait PERRIER DE LA BATHIE, du fait de l'abaissement de la chaîne montagneuse centrale, soit même à la suite des dégradations dues à l'homme.

La très faible surface occupée, en Afrique, actuellement, par les formes du groupe *b*, rend peu vraisemblable leur passage récent dans la Grande Ile et l'isolement géographique existant entre les

Source MNHN, Paris

formes africaines et malgaches du groupe *c* rend leur passage récent également peu vraisemblable.

Sous réserve, bien évidemment, du rôle que peuvent avoir joué les fluctuations climatiques périodiques en Afrique Orientale, nous aurions tendance à considérer :

— que les formes du groupe *a* doivent être en majorité crétacées ou précrétacées, pour partie plus recentes, mais en tout cas antérieures à l'établissement de la pluvisilva est-africaine;

que les formes des groupes *b* et *c* ont, ensuite, pénétré dans la Grande Ile grâce à un ensemble de transports accidentels à travers le Canal de Mozambique;

que les formes du groupe *d* enfin sont des arrivants récents, parvenus à la suite de transports accidentels à travers le Canal ou ayant peut-être utilisé les stations intermédiaires offertes par les hauts fonds émergés au pontien. Nous savons, en effet, par l'observation directe, que, même en zone equatoriale, la faune des îles plates et des atolls est de type xérophile et ne se rattache pas à la pluvisilva, que ces îles soient calcaires ou volcaniques. Le caractère xérique des îles a été souvent souligné.

Ainsi pourrait-on préciser les *âges relatifs* des divers éléments de la faune malgache Il sera alors, lorsque la répartition géographique et écologique de détail dans l'Ile sera suffisamment connue, possible d'étudier l'influence de l'ancienneté de l'introduction sur la dispersion et l'adaptation. Nous avons été amenés à reprendre ce point page 362.

Il est par ailleurs intéressant de souligner ici que certaines formes africaines ont pris pied aux Comores et à Europa (le genre *Mausoleopsis* Lansb.) ou aux Comores seulement (*Sternotomis* Perch, *Papilio niveus* L., deux *Charaxes* Ochs., etc.) sans atteindre Madagascar. La présence à Europa, dont le caractère corallien est évident, d'un *Mausoleopsis* Lansb, genre africain, souligne à l'évidence la possibilité de ces passages accidentels Ouest-Est.

C. — Les affinités orientales

Beaucoup d'auteurs ont insisté sur l'importance des éléments orientaux dans la faune malgache et ont voulu y trouver la preuve de liaisons asiatiques anciennes

L'examen détaillé de ce type de répartition est nécessaire avant d'arrêter des conclusions quelles qu'elles soient.

Notons tout d'abord que certaines formes orientales se retrouvent bien dans la faune de Madagascar et des îles voisines, dans des conditions biologiques naturelles.

Source MNHN, Paris

Ces éléments orientaux peuvent se situer au niveau spécifique Ainsi aux Séchelles, le *Potergus filiformis* Bonv., espèce orientale (voir p. 161) qui vit en forêt endémique vers 500-700 mètres d'altitude

A Madagascar, citons *Corethrella inepta* Ann., connue de Ceylan et appartenant à un genre pantropical.

L'intérêt de ces formes indo-malgaches est surtout de nous montrer que des espèces introduites peuvent s'adapter à une végétation naturelle et ne sont pas liées, comme l'examen des cas d'introduction récente semblait le montrer, à des milieux profondément transformés par l'homme. La possibilité, ainsi démontrée, d'une véritable indigénation, a une très grande importance théorique. On a trop souvent en effet voulu prendre comme critère d'indigénation d'une espèce étrangère sa localisation hors des milieux naturels.

Plus souvent, les affinités orientales de la faune malgache s'établissent à partir de genres représentés, en Indo-Malaisie et dans les îles du groupe malgache, par des espèces différentes.

Parfois, enfin, ce sont des groupes supragénériques qui ont cette distribution On a signalé que ces formes orientales habitaient surtout la forêt de l'Est. En fait, dans la grande majorité des cas, il s'agit de formes xylophages, ou au moins lignicoles. C'est ainsi que les formes orientales sont particulièrement nombreuses (sans l'emporter cependant sur les formes africaines parmi les *Eucnemidæ*, que les Histérides orientaux sont représentés par un *Niponiinæ* corticole, etc.

On peut en outre sans hésiter rattacher aux formes orientales des formes qui se retrouvent cependant jusqu'en Afrique.

Parmi les *Elateridæ* nous pouvons citer le genre *Conoderus* Esch. qui comprend (avec de nombreuses espèces américaines) :

31 espèces asiatiques;
138 espèces australo-papoues;
2 espèces des Séchelles;
1 espèce de *Zanzibar*.

Dans la plupart des cas semblables, seul Zanzibar, position africaine avancée, est occupé Et l'on sait l'intensité du commerce de Zanzibar avec l'Orient, et l'extension des courants orientaux et de la mousson jusqu'à Zanzibar.

Parfois cependant, et c'est le cas du genre de Cossides *Dudgeonea* Hamps., un groupe d'espèces indo australiennes s'oppose à une espèce malgache et une espèce africaine.

Source : MNHN, Paris

On peut aussi y rattacher, bien qu'avec moins de certitude, des genres se retrouvant en Amérique. Ainsi le genre d'*Issidæ*, *Tylana* Stål, dont on a décrit :

1 espèce de Madagascar;
4 espèces de Maurice et de la Réunion;
5 espèces d'Indonésie;
1 espèce d'Australie;
1 espèce d'*Amérique du Nord*.

Mais la répartition de détail des especes indo-malgaches est particulièrement instructive.

Certaines n'atteignent dans la région malgache que les Chagos et Rodriguez : *Sceliphron bengalense* Dahlb.; d'autres les Séchelles : les Phyllies et le genre *Lollius* Stal, par exemple; d'autres pénètrent jusqu'à la Réunion : *Chrysis lusca* F.

D'autres encore atteignent Madagascar et même l'Afrique, mais peuvent faire défaut aux Mascareignes et aux Séchelles (le genre *Ceropria* Cast et Brullé avec de nombreuses especes asiatiques et une espece représentée, à Madagascar et en Afrique tropicale, par deux sous-espèces vicariantes, en est un bon exemple).

Ainsi apparait nettement, dans l'irrégularité de la répartition, l'impossibilité d'une interprétation reposant sur le jeu de communications directes, à moins de monter de toutes pièces des suites de dislocations et d'émersions spécialement calquées sur les faits de répartition, à l'échelon individuel, ce qui est bien évidemment absurde.

Il est cependant important de noter que les affinités indo-malgache semblent particulièrement fortes pour certains groupes zoologiques : Batraciens, Orthoptéroides, par exemple. Peut-être faut-il penser que, dans quelques-uns au moins de ces cas, ces affinités tiennent à l'élimination, en Afrique, de formes appartenant aux mêmes groupes, élimination due à la concurrence vitale (1) ou à des changements climatiques qui, connus d'Afrique, paraissent avoir été bien plus limités aussi bien en Indo-Malaisie que dans la zone orientale de Madagascar. Dans tous ces cas il s'agit de groupes forestiers ou hygrophiles.

Rand, examinant la faune des Oiseaux, si bien connue, souligne que les affinités purement orientales sont rares et se limitent

(1) Il n'est pas indifférent à ce propos de constater que les seuls Lémuriens diurnes actuellement connus sont malgaches, et que, dans la Grande Ile, les Lémuriens échappent, quel que soit leur genre de vie, à la concurrence des Singes, ce qu'ils ne peuvent faire en Afrique ou en Asie que dans la mesure où ils sont nocturnes.

Source : MNHN, Paris

à quatre genres orientaux à endémiques malgaches : *Amaurornis* Reichb., *Ninox* Hodgson, *Collocalia* Gray et *Copsychus* Wagler, aux *Hypositticidæ* proches des *Sittidæ* absents d'Afrique, aux *Ixocincla* Blyth alliés aux *Microscelis* Gray asiatiques, ainsi qu'à *Astur hensti* Schlegel, et aux deux formes malgaches d'*Ardeola idæ* (Hartl.) et d'*Upupa epops* L., plus proches des formes asiatiques que des formes africaines. Et RAND de conclure «... à un moindre degré, des éléments asiatiques se sont ajoutés (par arrivées accidentelles) à un fonds de faune qui n'est ni africain, ni asiatique».

Une récente étude de H. H. ROSS et J. M. KINGSOLVER sur les Trichoptères du genre *Dipseudopsis* Walk. vient renouveler notre conception des espèces à affinités orientales. Les auteurs reconnaissent en effet dans ce genre l'existence apparente d'une lignée africaine et d'une lignée orientale, et indiquent que les espèces malgaches semblent se répartir entre ces deux groupes. Or ces espèces sont très nombreuses (seize à ce jour), presque aussi nombreuses que l'ensemble des espèces africaines. Mais une analyse morphologique précise a permis d'établir le monophyletisme des espèces malgaches; leur évolution, qui tend à rejoindre par convergence celle des lignées africaine et indienne, est en fait indépendante de celles-ci. Il n'y a pas affinités orientales mais spéciation parallèle. Cette spéciation parallèle postule seulement la possession d'un fonds génétique commun, qui peut ne se retrouver qu'en remontant très haut dans la série des formes apparentées. Il n'est nullement exclu que le cas des Orthoptères et des Batraciens à parenté apparente orientale ne relève de la même explication.

D. — LES AFFINITÉS NÉOTROPICALES

De nombreux auteurs ont, à maintes reprises, insisté sur la présence d'éléments d'affinités néotropicales à Madagascar, et cela depuis fort longtemps.

Des cas particulièrement nets ont été relevés chez les Mantides *Tisma* G.T. [1], les Phasmides *Pygirrhynchinæ*, les Ephéméroptères (le genre *Euthyplocia* Eaton), les Mégaloptères (le genre *Protosialis* v. d. Weele [2]), les Curculionides.

Parmi ces derniers, à côté du genre *Homalomorphus* Hust. typiquement américain, monotypique malgache, il faut placer le

(1) La découverte des oothèques de *Tisma* G.T. par J. Vadon à montré que, biologiquement, ce genre est très proche des formes américaines.
(2) Ce dernier genre se retrouverait aussi il est vrai au Cap.

Source MNHN, Paris

genre de *Naupactini* réunionnais *Squamodontus* Richard; le genre de Cérambycides *Necyladopsini Conopogaster* Fairm. peut aussi être rangé dans cette catégorie. Nous avons cité plus haut les Boïdés, certains Lézards et rappelé que les *Erymnochelys* Baur ne pouvaient pas prendre place ici

Parmi les Mammifères, les *Centetidæ* ne peuvent être cités comme on l'a fait souvent, malgré le genre cubain *Solenodon* Brandt, puisqu'il existe entre autres un genre *Potamogale* du Chaillu, appartenant à la même famille, en Afrique Occidentale et des genres voisins d'Afrique Orientale et de Côte-d'Ivoire.

Soulignons, après Berlioz et Dorst, que les formes à affinités sud-américaines sont très primitives et que leur degré de parenté est relativement éloigné.

L'étude des Helminthes parasites a permis à Chabaud de mettre en évidence le même phénomène : parmi les espèces malgaches, les plus anciennes sont d'affinités asiatiques ou américaines, tandis que les espèces plus récentes sont d'affinités africaines.

Les affinités néotropicales (qui ne sont en somme qu'un cas limite des affinités australes) sont donc l'apanage de quelques types anciens, très isolés dans un ensemble totalement différent.

E. — Les éléments australes

Il existe à Madagascar des espèces animales dont la répartition générale englobe les extrémités méridionales de certains ou de tous les continents. Nous trouvons trois types de répartition, en apparence différente, mais à dominante australe, parmi les animaux malgaches :

a. D'une part des éléments réellement localisés à l'extrême sud des masses continentales ou sur les îles australes, et inconnus partout ailleurs. Il s'agit toujours là de formes, soit très archaïques, soit très particulières et bien isolées, où l'on doit voir des formes relictes, même si certaines montrent une active spéciation

Les éléments malgaches ayant une telle répartition comprennent à notre connaissance essentiellement :

Un Myriapode, le genre *Paralamyctes* Pocock, connu d'Amérique du Sud, d'Afrique du Sud, de Nouvelle-Zélande, de Nouvelle-Calédonie et de Madagascar;

Une Araignée, le genre *Archæa*.

Les Opilions de la sous famille des *Triænobuninæ* (*Ankaratrix* Lawr.) à affinités australo-néozélandaises.

Les *Parastacidæ*, Crustacés connus d'Amérique du Sud, de Madagascar, d'Australie, de Nouvelle-Zélande et de Nouvelle-Guinée.

Source MNHN, Paris

Plusieurs groupes d'Orthoptéroïdes : parmi les *Pseudophyllinæ*, les *Henicinæ*, les *Phibalosominæ*. C'est ainsi que les *Henicinæ* sont malgaches, australiens, africains et sud-américains.

Des Diptères : ainsi le Tipulide *Ctenolimnophila* (*Campbellomyia*) *madagascariensis* Alexander, qui relève d'un groupe connu seulement d'Australie et d'Amérique du Sud.

Les Blépharocérides de la sous-famille des *Edwardsininæ*, la vingtaine d'espèces malgaches du genre *Paulianina* Alex., qui représentent, à une unité près, la totalité des Blépharocérides malgaches, se rattachent à une sous-famille connue seulement d'Amérique du Sud et d'Australie;

Le genre de Diptères *Acroceridæ Parahelle* Schlinger, dont les affinités s'établissent avec les genres *Megalybus* Philippi du Chili et *Helle* Osten Sacken de Nouvelle-Zélande.

Les Plécoptères malgaches, dont la demi-douzaine d'espèces décrites ou connues se rattachent toutes aux *Protonemourinæ*, groupe cité d'Afrique du Sud et de la région australienne

Le genre de Lépidoptères *Pseudocossus* Gæde, archaïque, dont les seuls parents proches sont les Cossides chiliens du genre *Chilecomadia* Dyar et Schaus.

Le genre *Campodella* Silv. des Thysanoures, connu d'Australie et de Madagascar.

Le Jasside *Paulianiana* Evans, malgache, dont les seules affinités sont avec un genre néo-zélandais.

Le genre d'Hémiptères *Systelloderes* Blanch., néozélandais, néotropical, éthiopien et malgache.

Le genre de Curculionides *Anaballus* Germ., du Chili et du Pacifique du Sud, connu par une espèce malgache.

La famille des *Myzopodidæ* (Chiroptères), à affinités néotropicales et sans doute néozélandaises.

On peut y rattacher les *Hydrænidæ* primitifs, à onze articles antennaires, avec *Hydrænidea* Germain, du Chili, *Silicicula* Balf. Br. de Madagascar et de la Réunion, et plusieurs genres sud-africains.

Egalement le genre de Curculionides *Piazocaulus* Fairm. dont les seules affinités sont avec les Leptosides australiens.

Nous voyons que ces éléments, dont nous avons dressé une liste sensiblement exhaustive, sont très peu nombreux et n'appartiennent qu'à des groupes primitifs, mais très variés.

Quelques groupes ont par ailleurs une répartition localisée à l'hémisphère Sud, sauf en Asie où ils occupent la région indienne (*Sagrinæ*, p. ex.).

Source : MNHN, Paris

Il nous faut éviter de confondre ces divers éléments avec des espèces (on en connaît dans beaucoup de groupes, ainsi des Dytiscides et des Carabiques) dont les plus proches parents sont bien localisés à l'Afrique du Sud et à Madagascar, mais dont le genre a une vaste répartition en Afrique tropicale, ou plus large encore. Ces espèces sont assez nombreuses, mais leur répartition peut relever d'interprétations très différentes de celle applicable aux éléments cités plus haut;

b. D'autre part des éléments connus dans les terres australes de l'hémisphère Sud, inconnus de la région équatoriale mais se retrouvant dans l'hémisphère Nord, le plus souvent seulement dans la région méditerranéenne. Il s'agit en somme un peu d'une répartition bipolaire.

Les exemples en sont assez nombreux, mais leur répartition de détail est très variable.

Ainsi parmi les Trichoptères, le genre *Paulianodes* Ross est un endémique malgache affine de genres chiliens et holarctiques, le genre *Wormaldia* M'Lachl., très largement holarctique, comporte une espèce malgache et une espèce sud-africaine.

Le genre de Thysanoures *Machiloides* Silv. est bipolaire comme le genre proche, mais non connu à Madagascar, *Machilinus* Silv.

Les deux genres de Mégaloptères malgaches sont, l'un malgache, sud-africain et mexicain (*Protosialis* v. d. Weele), l'autre d'affinités sud africano-malgaches et angariennes (*Madachauliodes* Paulian).

Parmi les formes bipolaires, on peut aussi ranger le genre de Pythides *Sphæriestes* Steph avec douze espèces holarctiques, une du Gualémala et les autres d'Afrique du Sud, de Nouvelle-Zélande (vingt trois espèces), de Nouvelle Calédonie, de Madagascar, de Maurice et de la Réunion, mais qui, chose curieuse, n'est pas connu d'Australie; dans la même famille, le genre *Vincenzellus* Reitt., avec des espèces holarctiques, malgaches, sud-africaines et chiliennes. Parmi les Serropalpides, le genre *Serropalpus* Hell. holarctique, chilien et malgache. Le seul genre d'*Eucinetidæ*, *Eucinetus* Germ., austral et holarctique.

Parmi les *Tenebrionidæ*, la tribu des *Adeliini* à dominance australo-néozélandaise, se retrouvant en Nouvelle-Calédonie et dans la région paléarctique, et récoltée récemment en deux espèces inédites dans l'Andringitra, à 2.000 mètres d'altitude.

De nombreux Coléoptères sont aussi sud-africano-malgaches et méditerranéens C'est le cas de la sous famille des *Hoplinæ* avec plusieurs centaines d'espèces australes et une longue série d'espèces répandues sur les deux rives de la Méditerranée et sur les confins

Source : MNHN, Paris

sino-indochinois; du groupe des *Scarabæini* aptères : *Neomnematium* Janssens malgache et *Mnematium* M'Leay, *Mnematidium* Rits. sud-africains et méditerranéens.

On peut rapprocher de cette dernière catégorie le genre d'Œdémérides *Pseudolycus* Guér. avec une espèce du Yunnan et quinze espèces partagées entre l'Australie et Madagascar.

Le genre *Austroniphargus* Monod appartient aussi à cette catégorie par ses affinités;

c. Enfin des formes ayant la répartition citée ci-dessus mais se retrouvant en zone intertropicale en altitude Soulignons ici que la connaissance de la faune montagnarde africaine a été totalement renouvelée au cours des dernières années par les recherches de Lieleup et de Basilewsky. Il n'est pas possible de considérer les faits actuellement acquis comme définitifs, et ce dernier groupe ne doit donc être accepté que sous toutes réserves. Il n'en reste pas moins que les Bembidiides endogées ou les *Osoriini* endogées (dont nous avons récolté une longue série de formes endémiques à Madagascar et une espèce aux Drakensberg du Natal) paraissent localisés aux montagnes d'Afrique du Sud et à Madagascar, aux montagnes d'Afrique centrale, et à la région méditerranéenne

On ne peut s'empêcher de comparer cette répartition à celle des Hémiptères Dipsocorides *Hypselosoma* Reuter avec une espèce à Madagascar, une espèce en Tasmanie et une série d'espèces dans le domaine insulaire du Pacifique occidental.

Ces constatations appellent un certain nombre de remarques pour pouvoir être interprétées de façon valable.

Tout d'abord beaucoup des éléments austraux que nous venons d'énumérer, et singulièrement parmi ceux du groupe *a*, sont des éléments inféodés à un milieu écologique particulier : hautes montagnes (*Paulianiana* Evans, Plécoptères), désert (*Neomnematium* Janssens). Il n'y a cependant rien là d'absolu car d'autres de ces éléments, tels *Paulianina* Alex., se rencontrent aussi bien au niveau de la mer (Nosy Be) qu'en altitude (Tsaratanàna, Ankaratra et Andringitra).

D'autre part il est difficile de séparer les trois groupes. Il est évident en effet que des disparitions localisées (et on pense ici à l'influence des glaciaires européens ou des pluviaux et displuviaux africains) suffisent à transformer des répartitions des types *b* et *c* en répartition du type *a*. Les groupes ayant une répartition du type *a* étant en général des groupes anciens, le facteur temps a en effet eu toutes possibilités de contribuer efficacement à leur anéantissement sur une partie de leur aire primitive.

Source : MNHN, Paris

Il est donc tentant d'admettre que ces trois types de répartition relèvent de la même explication générale; les différences que l'on peut relever entre eux tiendraient à l'âge et à la plasticité différente des groupes en cause.

Si, par ailleurs, nous comparons les répartitions d'organismes à distribution australe entre elles, et pour nous limiter à la seule faune malgache, nous obtenons le tableau suivant :

	Amérique du Sud	Afrique du Sud	Madagascar	Région australienne
Paulianodes Ross ...	+		+	
Paulianina Alex. . .	.		-	+
Campbellomyia Alex.	. +		+	+
Protonemourinæ .		-	+	+
Campodella Silv.			-	+
Pauliantana Evans .			-	+
Hoplunae...		+	+	
Wormaldia M' Lachl.		-	+	
Madachauliodes Paul.		+		

Ce qui frappe dès l'abord, c'est l'absence de formes connues *à la fois* de toutes les terres australes (1), c'est ensuite que les facteurs de proximité ne jouent pas. Ce dernier point est encore plus net, si nous évoquons les groupes australs non malgaches, tels les *Hepialidæ* absents de Madagascar mais présents en Australie, en Afrique du Sud et en Amérique du Sud; le genre d'Odonates *Presba* Barnard, avec deux espèces de la province du Cap, dont les plus proches parents sont les *Syncordulia* Selys d'Australie; les Lucanides du genre *Colophon* Gray de la province du Cap, dont les seuls parents sont chiliens; les *Bolboceras* Kirby à fort dimorphisme sexuel, localisés au Chili, à l'Afrique du Sud-Ouest et à l'Australie; le genre *Stadenus* Wat des Lycides, d'Afrique et d'Australie, comme le genre *Talayra* Champ. des Serropalpides Les Lépidoptères *Protoheoridæ*, d'Afrique du Sud et d'Australie.

Levyns soulignait dans le même sens l'absence de Protéacées fossiles aux îles subantarctiques.

(1) Une exception nous est donnée, mais à l'échelon tribal, par les Curculionides *Trypetini* qui peuplent, avec dix sept genres, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, la région néotropicale, les îles du Pacifique, l'Afrique Australe et Madagascar; on en dirait autant des *Sagrinæ* déjà cités.

Source : MNHN, Paris

Aucune règle ne paraît donc présider à cette distribution, et l'absence des Hépialides ou des *Bolboceras* Kirby à Madagascar n'a pas plus de sens que l'absence des *Paulianina* Alex. et des *Campbellomyia* Alex. en Afrique du Sud ou que celle des *Protonemourinæ* en Amérique du Sud.

Contrairement à ce qui se passe pour les Mammifères, l'absence de fossiles d'Arthropodes terrestres rend, en général, impossible la démonstration de la présence en holarctide, dans les formations géologiques anciennes, d'éléments actuellement relégués dans l'hémisphère sud. Aux exemples cités par MILLOT, et qui ne concernent que l'Ambre de la Baltique (*Archæa* Berendt, *Chiasognathus* Steph.), nous pouvons ajouter avec quelque probabilité celui des *Sagrinæ* qui, avec onze genres endémiques d'Australie, un indo-africain, un sud-américain et un malgache, comprend aussi une forme des lignites éocènes d'Allemagne (1).

Bien que limités, ici à la faune, nous ne devons cependant pas oublier que de nombreux groupes botaniques montrent également une répartition australe, ou fragmentaire à tendances australes, et que certains de ces groupes, au moins, sont pourtant connus à l'état fossile de l'hémisphère nord

Parmi les formes typiquement australes nous citerons :

Les *Restionaceæ* connues d'Australie, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Guinée, Indochine, Madagascar, Afrique du Sud et Amérique du Sud.

Parmi les groupes à distribution relicte vers le Sud, citons :

Les *Proteaceæ* de tout l'hémisphère Sud, mais fossile de l'hémisphère Nord.

Le genre *Libocedrus* connu au Crétacé du Groenland et des Pyrénées, au Tertiaire d'Europe, de Californie, du Yunnan et de Patagonie; actuellement de Californie, du Yunnan, de Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Zélande et Patagonie;

Le genre *Podocarpus* (fig. 98) connu au Crétacé d'Europe, d'Amérique du Nord et de Nouvelle-Zélande, au Tertiaire d'Europe, d'Australie et d'Amérique du Sud, et actuellement à distribution très fragmentée.

Nous pouvons aussi citer le groupe *Fagus* (holarctique), *Nothofagus* (connu d'Australie, Nouvelle-Zélande, Chili et, à l'état fossile, de Kerguelen et des Falkland).

Une interprétation erronée des répartitions australes est celle qui y voit des localisations dans les régions froides et humides ou dans les montagnes. Un exemple de ces interprétations nous est

(1) HALPT, *Geologica*, Berlin, 1950, 6, p. 1-168.

Source : MNHN, Paris

donné par un travail de VANDEL sur les Trichoniscides de l'hémisphère austral où l'auteur attribue cette répartition aux *Styloniscus* Dana dans l'hémisphère austral, alors qu'il cite *Styloniscus spinosus* Patience, du littoral de la Réunion. Ce fait n'est pas relevé pour critiquer la remarquable étude de VANDEL, mais pour souligner la prudence avec laquelle les distributions doivent être analysées. De toute façon, les localisations sudafricaines ou malgaches ne correspondent au plus qu'à des climats de type méditerranéen.

Fig. 98. — Distribution des *Podocarpus* d'après STADT in WALTER
Les +++ marquent les sites fossiles du genre

F. — LES ÉLÉMENTS ZANZIBARO-MALGACHES

OLDROYD signale que certains Tabanides occupent Madagascar, Zanzibar et la côte africaine voisine : il paraît considérer cette répartition comme traduisant d'anciennes liaisons terrestres. En réalité on connaît l'ampleur du trafic maritime, au temps de la navigation indo-arabe et des Etats d'Afrique Orientale, et encore maintenant par les boutres comoriens, entre Diégo-Suarez et Nosy Be, les Comores, les villes disparues de Vohémar, Mailaka, etc., Zanzibar et la côte d'Afrique Orientale. Il est parfaitement normal que des espèces plus ou moins anthropophiles aient pu être distribuées par cette navigation et aient réussi, soit à coloniser

Source MNHN, Paris

quelques points de la côte africaine, lorsqu'il s'agit d'espèces malgaches, soit à coloniser Madagascar, lorsqu'il s'agit d'espèces africaines.

L'exemple type d'Oldroyd est le genre *Ægophagamyia* Austen, sous genre *Ægophagamyia* Austen, avec la répartition suivante (fig. 99) :

A. flava Surcouf. – Madagascar;

A. pungens Austen. Madagascar, Zanzibar, côte du Tanganyika;

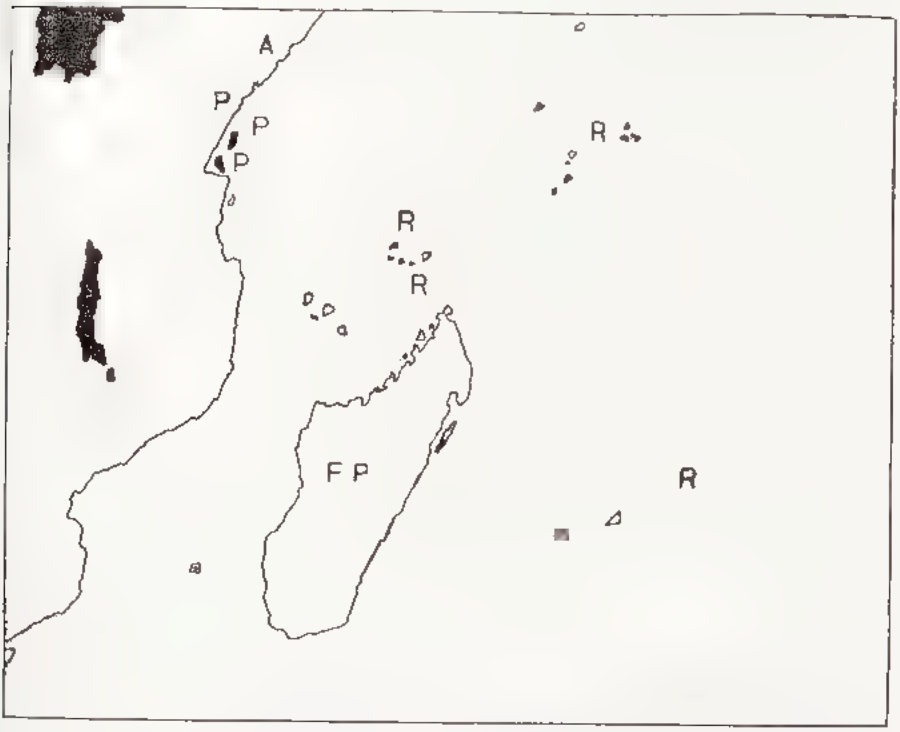


Fig. 99. — Distribution des *Ægophagamyia* Austen (adapté d'Oldroyd). F. *flava;* A. *austeni;* P. *pungens;* R. *remota*

A. remota Austen. — Rodriguez, Astove, Aldabra, Séchelles;

A. austeni Oldroyd. — Côte du Kenya.

La répartition «disparate» de *A. remota* Austen, qui manque sur les deux principales Mascareignes, rejoint celle de *A.* (*Triclida*) *inornata* Austen, citée plus haut, et montre de reste la possibilité de transports passifs pour ces espèces.

La présence à Madagascar de *Phlebotomus squamipleuris* Newst., espèce asiatique localisée en Afrique au Kenya, s'explique sans doute de la même façon.

Source : MNHN, Paris

Quelques autres genres, dont on ne peut affirmer qu'ils soient anthropophiles, présentent une répartition semblable.

Nous citerons le genre d'Acridien *Allaga* Karsh, avec la répartition suivante :

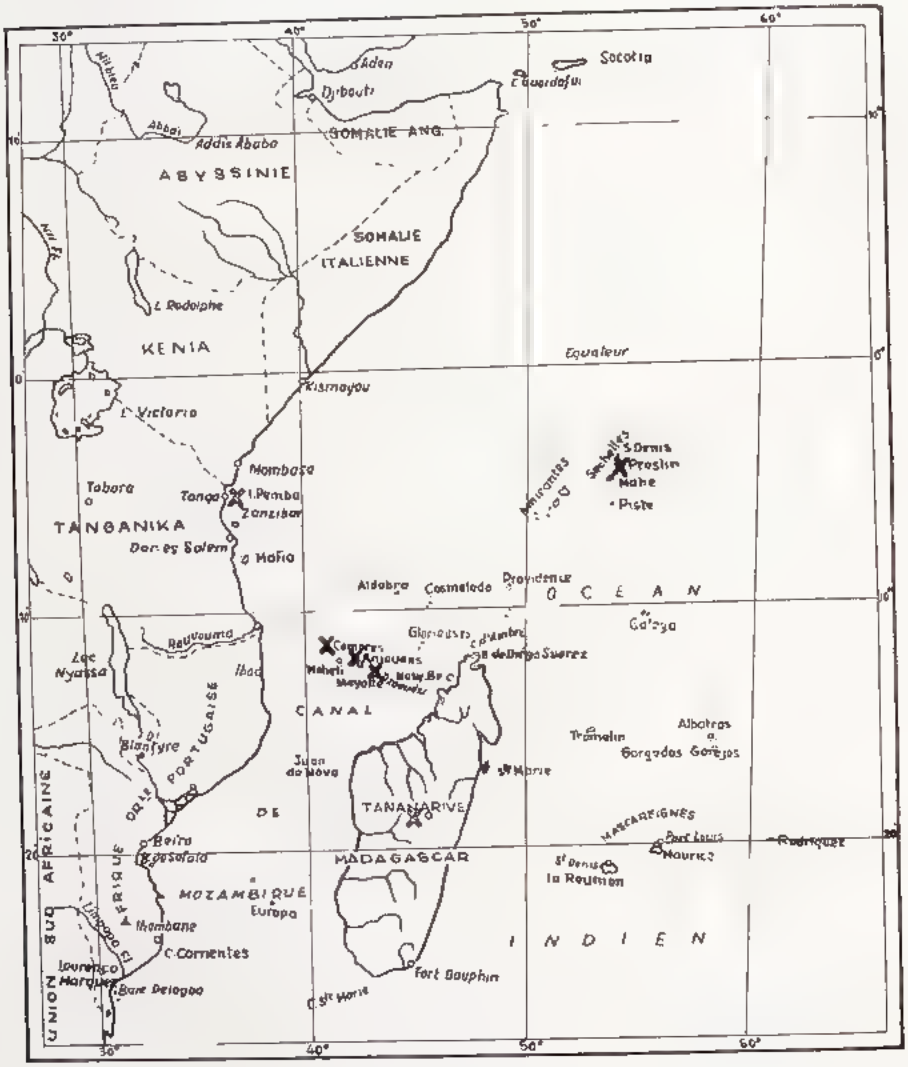


Fig. 100. - Distribution d'*Otus rutilus* Pucheran

Somaliland : 2 espèces;
Kenya : 1 espèce;
Zanzibar : 1 espèce;
Madagascar : 1 espèce,

Source : MNHN, Paris

bien que cette distribution Nord Sud évoque plutôt certaines voies de migrations d'Oiseaux.

Une Luciole (*Luciola læta* Gerst.) est connue de Madagascar, des Glorieuses, des Séchelles et de Zanzibar.

Il n'y a aucune raison pour supposer que ces répartitions ne sont pas dues aux mêmes causes, qui peuvent être simplement la direction des vents. Cependant DORST n'hésite pas à interpréter la présence d'une colonie de *Pteropus* Brisson genre indo-pacifique et malgache) isolée à Pemba, sur la côte africaine, comme susceptible de relever d'une introduction par l'homme.

La répartition du petit duc, *Otus rutilus* Pucheran fig. 100 est du même type encore; on connaît en effet

Une sous-espèce, *rutilus* s. str., de Madagascar;
Les sous-espèces :
Rutilus pauliani Benson, de la Grande-Comore;
Rutilus capnodes (Gurney), d'Anjouan;
Rutilus mayottensis Benson, de Mayotte,
Rutilus insularis Tristram, des Séchelles;
Rutilus pembæensis Pakenham, très proche du précédent, de Pemba (1).

Aucun des exemples ci-dessus ne justifie une quelconque liaison terrestre; pas davantage le cas des Psélaphides africano-zanzibarites retrouvés à Nosy Be. Il faut avoir vu charger, ou décharger, un boutre pour apprécier combien cette embarcation peut fonctionner comme une véritable île flottante, transportant des peaux, des fruits, de la terre, d'innombrables détritus plus ou moins décomposés, du bois à feu, etc., sans parler d'animaux à divers degrés de domestication.

La proximité relative de ces terres, s'opposant au petit nombre d'espèces ou de genres ayant une répartition strictement zanzibaro-malgache, ne permet pas de croire que les passages qui se sont produits aient pu résulter d'une quelconque continuité

G. — LES FORMES MARITIMES

En décrivant la répartition des Cossonides, de PEYERIMHOFF (2 soulignait le caractère «maritime» de leur distribution et paraissait

(1) BERLIOZ, STRESEMANN et BENSON préfèrent considérer ces deux derniers taxa comme de niveau spécifique. Mais pour le problème en cause, les étroites affinités des formes de Pemba et des Séchelles avec les formes comoriennes et malgaches méritent d'être soulignées et sont moins évidentes si nous adoptons cette coupure spécifique, nous considérerons donc *O. rutilus* Pucheran comme formant un Rassenkreis.

(2) P. DE PEYERIMHOFF. — *Trans. VII. Intern. Congress of Entomology*, Stockholm, 1950, p. 460-474.

Source : MNHN, Paris

supposer pour ces espèces une influence favorable du milieu marin. Pour certaines espèces, en général littorales, de Madagascar ou des îles voisines, on note une très vaste répartition limitée aux îles de la région indo-pacifique ou atteignant parfois, en quelques points seulement, le littoral africain. Il s'agit là d'espèces qui ne sont en rien anthropophiles et dont la distribution doit être liée à celle des courants marins. En constatant que ces espèces ne colonisent, au

Fig. 101. — Distribution des genres *Lanus* Guér. Mén. (+.) (les formes continentales n'ont pas été reprises sur la carte) et *Diphyrrhynchus* Fairm. (+++).

mieux, que quelques stations sur la côte africaine, il n'est pas sans intérêt de rappeler que plusieurs espèces de Poissons marins ont une répartition semblable. Il n'est donc pas possible, dans le cas d'espèce, d'affirmer que la localisation sur la côte d'Afrique tient à la difficulté de coloniser une terre continentale pourvue d'une faune déjà diversifiée. Peut-être, simplement, les espèces amenées en un point de la côte n'ont-elles pas un pouvoir d'expansion appréciable. Peut-être aussi la concurrence joue-t-elle autant dans la faune marine littorale que dans la faune terrestre.

Source : MNHN, Paris

Planche XVI. Ile Tromelin : *a* Frégates sur *Tournefortia* sur la bordure est de l'Ile;
b. Fous et petits *Tournefortia* au centre de l'Ile.
(Clichés R.P.)

Source : MNHN, Paris

Parmi les formes présentant une répartition de type maritime, nous citerons :

Cafius corallicola Fairm. (Staphylinide). Madagascar, Maurice, Séchelles, Djibouti, Périm, Australie, Nouvelle-Calédonie et Tahiti.

Cafius nauticus Fairm. Madagascar, Séchelles, Afrique Orientale, Ceylan, Java, Chine, Australie, Polynésie, Hawaï.

Le genre *Diphyrrhynchus* Fairm (Ténébrionide), répandu en Australie, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande, Fidji, Nouvelle Guinée, îles Key, Batjan, Nicobar, Ceylan, Obock, Séchelles, Aldabra, Madagascar, Glorieuses, Afrique Orientale. L'extrémité occidentale de l'aire de dispersion Aldabra et l'Afrique Orientale est occupée par une seule et même espèce, *D. Fryeri* Geb.

Phelsuma madagascariensis Gray (Lézard) avec deux races malgaches, une sous-espèce à Aldabra (*Phelsuma madagascariensis abbotti* Rend.), une aux Séchelles et Amirantes (*P.m. longinsulæ* Rend.), une à Pemba (*P.m. parkeri* Loveridge), une enfin aux Andaman (*P m. andamanensis* Blyth). Le genre *Phelsuma* Gray lui-même s'étend à Rodriguez (1).

Cette distribution n'est en somme qu'un cas extrême de la répartition des Tabanides zanzibaro malgaches, elle même exagération de la répartition malgache des *Cratopus* Schœnh par exemple On assiste là à une extension progressive, par voie maritime, d'espèces ou de genres ayant pénétré dans la zone malgache ou originaires de celle-ci.

Le genre de Cossonides *Dryophtorus* Eschsch, qui est connu d'Europe et d'Amérique du Nord, occupe, dans l'hémisphère Sud, Madagascar, Ceylan, la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle-Calédonie, les îles Samoa et Hawaï.

La répartition de type maritime peut, sans perdre sa signification, être très fragmentaire. Ainsi le genre de Staphylinides *Thalassopora* Jarrige renferme deux espèces vivant sur la bordure de corail exondée à marée basse l'une à Nha-Trang au sud Viet-nam, l'autre à Nosy-Be.

La répartition maritime peut n'être pas exclusivement insulaire et le genre *Laius* Guér. Mén. en donne un bon exemple (fig. 101)

(1) Une capture de *Phelsuma madagascariensis* à Quelimane, citée par Boulenger en 1885 comme due à une introduction accidentelle, renforce encore le caractère maritime de l'espèce

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION DU GENRE *Laius* GUÉR. MÉN.

Congo (1)	2	Lombok	1
Niger	1	Soumbawa	1
Egypte	4	Banguey	3
Soudan	2	Timor	2
Abyssinie	4	Mysol	1
Zanzibar	1	Nouvelle-Guinée	3
Nosy-Be	3	Philippines	12
Séchelles	1	Chine	7
I. Christmas	1	Sibérie	1
Ceylan	5	Formose	5
Inde	15	Japon	5
I. Andaman	1	Ryukyu	1
Birmanie	6	Australie N	2
Malaisie	4	Australie NW	9
Singapore	2	Australie W	12
Sumatra	6	Australie S	9
Java	10	Australie centrale	1
Bornéo	9	Queensland	29
I. Allor	1	Nouvelle-Galles du Sud.	
Siam	1	Victoria	12
Cochinchine	1	Tasmanie	1
Cambodge	2	Nouvelles-Hébrides	1
Annam	1	I. Key	1
Tonkin	8	I. Mariannes	1
Célèbes	1		

La répartition des Crabes de Cocotiers du genre *Birgus* Leach nous montre à la fois un bon type de répartition maritime et de curieuses absences. Le genre en effet est connu de l'Indo-Pacifique, et s'étend vers l'Ouest aux Chagos, à Aldabra et aux Comores. Il manque à Madagascar, aux Séchelles et aux Maldives, BORRADAILE suppose que sa distribution est commandée par le courant équatorial Est-Ouest, ce qui expliquerait l'appauvrissement général dans ce sens des Crustacés subterrestres de la région, mais ne rend pas compte de l'absence des *Birgus* Leach à Madagascar et aux Séchelles (aux Maldives, ces concurrents de l'homme ont peut-être été exterminés). Faut-il supposer une disparition secondaire ou à nouveau admettre simplement que le hasard a présidé aux indigénations.

Les Lézards nous donnent d'autres excellents exemples de répartition maritime.

Ainsi le genre *Gehyra* Gray, dont les quatorze espèces sont répandues à Madagascar, aux Mascareignes, aux Séchelles, dans

(1) Il faudrait vérifier l'appartenance générique des espèces d'Afrique continentale et d'Australie centrale.

Source : MNHN, Paris

l'est de l'Inde, à Ceylan, en Indonésie, aux Moluques, en Mélanésie, en Australie, aux Hawai et jusqu'à la côte ouest du Mexique.

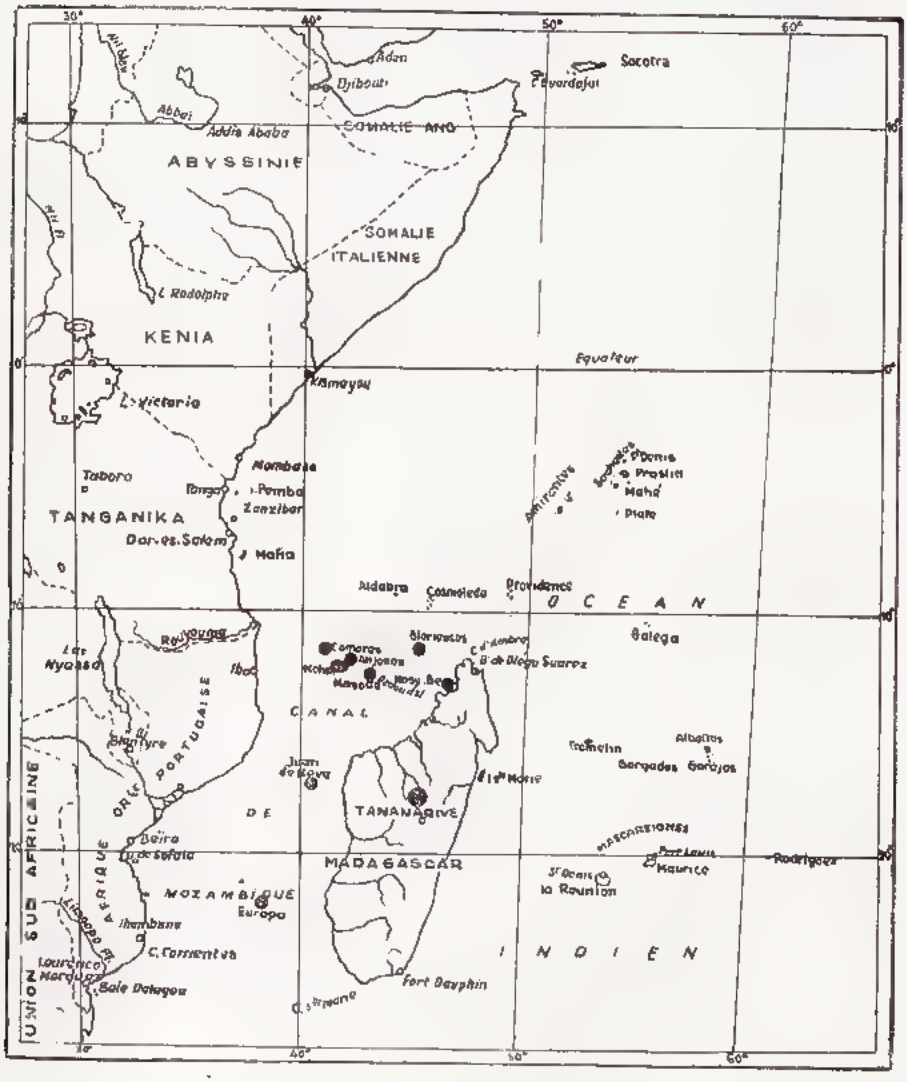


Fig. 102. — Distribution des formes d'*Ablepharus boutonii* Desj.

Le genre *Ablepharus* Fitz., avec l'espèce *A. boutonii* Desj. représentée dans notre dition par une série de formes endémiques (fig. 102).

Source : MNHN, Paris

Forme *vœltzkowi* Sternf. . . .	Madagascar;
Forme *cognatus* Boettg.	Nosy-Be;
Forme *gloriosus* Stejneger .	Glorieuses;
Forme *mayottensis* Mertens	Mayotte;
Forme *mohelicus* Mertens.	Mohéli;
Forme *ater* Boettg.	Grande-Comore;
Forme *degrijsi* Mertens.	Anjouan;
Forme *bitæniatus* Boettg.	Europa;
Forme *caudatus* Sternf.	Juan-de-Nova.

L'espèce a du reste une aire de répartition beaucoup plus vaste qui couvre, par une série d'autres formes, les Mascareignes, l'Australie, la Nouvelle-Guinée, la Micronésie, la Mélanésie, la Polynésie et l'Est Africain.

Un trait remarquable des espèces maritimes est qu'elles appartiennent à des groupes divers, sans liens entre elles. Si leur répartition tenait à des faits historiques, elle se retrouverait ou se devinerait dans les groupes voisins, ou caractériserait un groupe entier.

Se basant sur la répartition des Cossonides, de Peyerimhoff soulignait trois faits qu'il rapprochait entre eux et jugeait «marins» et que nous pensons profondément indépendants l'un de l'autre Nous citerons :

a. «Les *Cossoninæ* insulaires et péninsulaires ont presque quatre fois plus de genres et d'espèces endémiques que les continentaux»;

b. «Bien que le nombre et la qualité endémique restent et resteront toujours pour le groupe envisagé le privilège de certains territoires maritimes de faible étendue»;

c. «Ainsi dans tous ces territoires insulaires, même les plus perdus, l'assortiment des éléments endémiques reste .. composé de plusieurs lignées primitives. Cette constatation emporte la conviction que ces îles se rattachaient autrefois, directement ou indirectement, à des continents, et l'endémicité devait être alors tout au plus à son début »

En ce qui concerne la première proposition, elle rejoint celles de Millot et de La Greca et Sacchi qui expliquent de façon tout autre la concentration insulaire et péninsulaire d'endémiques archaïques, mais constatent son importance. Ces auteurs ont, au reste, eux-mêmes des interprétations divergentes quant à l'origine de cette concentration.

Les récentes recherches à Madagascar, en révélant de longues séries d'endémiques insoupçonnés, tendraient à montrer que la relative pauvreté des faunes micronésiennes y a stimulé les recherches des groupes de petite taille ou à vie cachée. Dans les régions continentales ou macronésiennes, ces groupes ont jusqu'ici été

Source : MNHN, Paris

négliges au profit des formes spectaculaires. L'affirmation de de PEYERIMHOFF est donc à reviser, ou du moins à réserver jusqu'à ce que nos connaissances soient mieux assises.

Enfin, la présence d'endémiques, parfois nettement archaïques, dans des atolls de néoformation, ne permet pas de retenir la troisième proposition. Elle ne laisse en effet pas assez de possibilités à la puissance d'évolution naturelle des espèces. Elle méconnaît aussi le fait pourtant évident que les lignées ont eu d'autant plus de temps pour profiter des hasards de transports accidentels, qu'elles sont plus anciennes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

HOMOGENEITE OU HETEROGENEITE DE LA FAUNE MALGACHE

Un des premiers problèmes qui se pose à nous dans l'étude d'une faune isolée est de déterminer si sa composition peut être considérée comme homogène, lorsqu'on la compare à celle des régions voisines.

Deux éléments peuvent être pris en considération

a. L'analogie des spectres d'espèces dans les régions étudiées;

b. La valeur de l'indice de diversité de WILLIAMS. Nous rappelons que celui-ci comprend une constante x, liée au nombre d'espèces N et au nombre de genres monotypiques n_1 d'un groupe donné par la relation

$$N = \frac{n_1}{1 - x} \quad (1)$$

d'autre part, l'*indice de diversité* proprement dit, X, qui est lié à n_1 et à x par la relation

$$X = \frac{n_1}{x} \quad (2)$$

L'étude de ces deux éléments doit être faite

A l'intérieur de la faune de chaque région, pour comparer entre eux les divers groupes et vérifier qu'ils ont tous subi les mêmes influences. La constante (que nous avons proposé en 1952 de nommer *constante de spécialisation générique* doit logiquement être sensiblement constante de groupe à groupe dans un milieu à population équilibrée et dont la faune a été étudiée par des méthodes comparables;

Entre la faune étudiée et celle des régions voisines.

Nous savons que, selon la théorie, l'indice de diversité doit varier en fonction de la richesse spécifique de l'ensemble considéré.

Source : MNHN, Paris

Avec l'indice de diversité il n'est pas sans intérêt de comparer, dans les diverses régions étudiées, *l'indice de richesse spécifique* des genres (*Rs.*), donné par le quotient du nombre d'espèces par le nombre de genres à l'intérieur d'un groupe donné.

a Les spectres d'espèces

D'emblée, de considérables différences apparaissent entre la faune africaine ou la faune indienne, d'une part, et la faune malgache d'autre part, si, au lieu d'examiner le nombre de formes existant dans ces régions nous dressons le spectre des espèces

Les différences sont de deux ordres. Elles portent :

a. Sur la présence ou l'absence de certains groupes;

b. Sur les proportions relatives des divers groupes d'une famille ou d'un ordre.

Le problème des absences. Notons tout d'abord qu'au-dessus de l'échelon générique, pratiquement aucun groupe n'est représenté à Madagascar et absent d'Afrique ou d'Asie tropicale, ou des deux à la fois.

Les exceptions portent :

a. Sur des groupes dits austraux, connus aussi en Amérique du Sud ou en Australie (cf. p. 266). Ces formes sont très peu nombreuses;

b. Sur des groupes endémiques. Il n'existe que fort peu de super-familles, de familles ou de sous-familles endémiques; ces groupes ne sont relativement nombreux que parmi les Vertébrés (*Lemuroidea, Centetidæ, Myzopodidæ, Cryptoproctidæ, Nesomyinæ, Boidæ*) : ils sont alors connus, au moins à l'état fossile, en Europe et en Amérique du Nord, et leur survie à Madagascar s'oppose simplement à leur extinction ailleurs.

Parmi les Insectes il existe quelques très rares sous-familles spéciales; citons, parmi les Coléoptères, les *Belohininæ* et les Cétoines malgaches, parmi les Hyménoptères, les *Athetocephinæ*.

D'assez nombreuses tribus endémiques sont connues cependant : *Callohispini*, etc.

Mais si les groupes supra-génériques malgaches inconnus en Afrique et en Asie sont l'exception, en revanche de très nombreux

Source : MNHN, Paris

groupes africains, asiatiques ou indo-africains font totalement défaut à Madagascar.

Les lacunes sont évidentes parmi les Vertébrés : Ongulés (sauf un Potamochère), *Felidæ* sauf un *Felis* L. dont l'endémisme est douteux [1]), *Sciuridæ*, Edentés, Calaos, Autruches, Serpents Venimeux, Pythons, Bufonides, *Hylidæ*, Batraciens Apodes, pour n'en citer que quelques-uns choisis au hasard.

Il est plus important de constater que des lacunes de même ampleur se retrouvent parmi les Invertébrés, malgré la très vaste distribution de la plupart de ceux-ci.

Des embranchements ou des ordres entiers font défaut : Solifuges, Ricinulei, Péripates.

Parmi les familles bien étudiées et absentes de Madagascar, citons les *Membracidæ*, les *Drilidæ*, les *Hepialidæ*.

Au-dessous du niveau familial, les lacunes sont bien entendu plus nombreuses encore : ainsi les *Coprini* qui comptent des centaines d'espèces africaines; les *Ichthyurini* (*Cantharidæ*) avec, entre autres, 189 espèces indo-australo-africaines pour le seul genre *Ichthyurus* Westw.; le groupe des *Gymnopleurus* Ill. et des *Sisyphus* Wied., avec des centaines d'espèces indo-africaines à vaste distribution. De nombreuses familles, très diversifiées en Afrique ou en Asie, sont représentées à Madagascar par un nombre d'espèces en apparence assez élevé, mais ces espèces appartiennent à un petit nombre de genres, voire à un seul genre. Tel le cas des *Lampyridæ* qui, à l'exception d'une espèce douteuse, ne sont représentés que par une douzaine d'espèces du genre *Luciola* Cast. Des sous-familles, bien différenciées dans la région éthiopienne, ne sont représentées à Madagascar que par une espèce à vaste distribution tropicale, comme pour les *Phlebotominæ*.

Il n'est pas sans intérêt de présenter ici, à titre d'exemple pris entre bien d'autres, le tableau comparé (établi sur les chiffres de 1939) de la distribution des *Lampyridæ* et des *Lycidæ* de la région éthiopienne, de la région orientale et de Madagascar.

(1) Il s'agirait soit d'un *Felis catus* L. marron, soit d'un *Felis lybica* Forst., sans doute importé à l'origine.

Source : MNHN, Paris

GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES		
	Afrique	Madagascar	Asie tropicale
Lampyridae			
Lamprocerinae			
Vesta Cast.		–	17
Lucidotinae			
Lucernuta Cast.	–	–	42
Lampyrinae			
Lamprophorus G. et H.	–	–	15
Diaphanes Motsch.	13	–	32
Lampyris Geoffr.	14	–	–
Nyctophila E. Ol	2	–	–
Ovalampis Fairm.	–	1	–
Megalophthalminae			
Harmatella Walk.	–	–	2
Luciolinae			
Luciola Cast.	36	18	97
Ototula E. Ol	–	–	10
Pteroptyx E. Ol	–	–	9
Colophotia Motsch.	–	–	6
Pyrophanes E. Ol	–	–	5
Lycidae			
Lycinae			
Macrolycus Wat.	–	–	11
Mesolycus Corh.	–	–	2
Lycus F.	121	–	76
Demosis Wat	2	–	–
Lipernes Wat.	–	–	2
Biovylus Wat.	–	–	1
Dictyopterus Muls.	–	–	5
Eros Newm	–		6
Pyropterus Muls.	–		10
Protaphes Kl	–	–	10
Parataphes Kl		–	2
Parapyropterus Kl		–	1
Platycis Thoms.		–	2
Coloberos Bourg.		–	10
Microcoloberus Pic		–	1
Conderis Wat.	–	–	22
Falsoconderis Pic	–	–	3
Pseudoconderis Pic	–	–	2
Heinconderis Pic	–	–	1
Taphes Wat.	–		6
Stadenus Wat.	23		7 espèces australiennes.
Pseudosynchonnus Pic	–		5
Bulenides Wat.	–		45

Source : MNHN, Paris

GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES			
	Afrique	Madagascar	Asie tropicale	
Cladophorus G.M.	29	1	150	
Cautires Wat.	83	32	72	
Cautirominus Pic	–	–	1	
Strophicus Wat	–		2	
Metanœus Wat	–	–	29	
Prometanœus Kl	–	–	1	
Procautires Kl	5	–	4	et neuf espèces australo-papoues.
Xylobanellus Kl	–	–	1	
Xylobanoïdes Kl	–	–	1	
Samanga Pic	–	–	2	
Cœnioxylobanus Pic	–	2	–	
Mimoxylobanus Pic	–	–	1	
Xylobanus Wat	26	12	169	et vingt espèces australiennes.
Atalius Wat.	–	–	1	
Scarelus Wat.	–	–	10	
Trichalus Wat.	–	–	40	et une longue série d'espèces australo-papoues.
Falcotrichalus Pic	–	–	1	
Leptotrichalus Kl	–	–	58	
Metrirrynchus G.M.	1	–	24	et une longue série d'espèces australo-papoues
Plateros Bourg.	4	–	128	et une longue série d'espèces néotropicales.
Planeteros Gorh.	23	–	1	
Ditoneces Wat.	–	–	124	
Microditoneces Pic	–	–	7	
Microplateros Pic	–	–	7	
Dihammatus Wat.	–	–	19	
Microlyropœus Pic	–	–	1	
Subdihammatus Kl	–	–	1	
Libnetis Wat.	–	–	35	
Libnetisis Pic	–	–	12	
Libnetomorphus Pic	–	–	8	
Libnetomimus Kl	–	–	2	
Fernandum Pic	1	–		
Melampyrus Wat			21	
Ponyatis Farm.	–		2	
Lyponia Wat.	–	–	14	
Lygistopterus Muls.	2	–	1	et une longue série d'espèces néotropicales et holarctiques.
Lycopirgentes Pic	1	–	–	
Aloceta Bourg.	12	–	–	

Source : MNHN, Paris

GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES		
	Afrique	Madagascar	Asie tropicale
Calochromus G.M.	. .		133
Dunbœlia Lea .		-	2
Dilophotes Wat. . .		-	27
Flabellodilophotes Pic		-	10
Lyropœus Wat.			23

Les exemples de lacunes malgaches pourraient se multiplier presque à l'infini.

Citons, par exemple, parmi les *Dasytini*, le genre *Dasytes* Payk., cosmopolite, à tendance bipolaire par la variété de ces espèces chiliennes et néozélandaises et qui, avec trois cent vingt-cinq espèces, ne possède pas une espèce malgache; ou encore le genre *Melyris* F. qui malgré cent douze espèces africaines manque à Madagascar.

Un bon exemple de lacunes croisées, sur lequel nous reviendrons, nous est donné par les trois genres *Pelecophora* Lepel., *Xamerpus* Fairm. et *Malthacodes* Wat.

	Afrique Orientale	Séchelles	Madagascar	Mascareignes	Indes	Ceylan
Pelecophora Lepel.	+			+		
Xamerpus Fairm.	+	+	+	+	+	+
Malthacodes Wat. (1)			+	+		

Ainsi, l'un des traits particuliers de la faune malgache est qu'elle présente d'importantes lacunes

Et s'il est imprudent d'accorder à celles-ci une importance trop absolue, du moins leur fréquence parmi les formes de grande taille nous oblige-t-elle à admettre leur existence et leur importance. Nous y reviendrons un peu plus loin pour tenter d'analyser de plus près la signification de ces lacunes.

On pourrait, il est vrai, passer outre à ces absences, leur chercher quelque signification purement écologique et penser que

(1) En rangeant le genre *Donaldia* All. en synonymie, comme le propose VINSON.

Source MNHN, Paris

la faune malgache, par ses éléments positifs, a une composition analogue à celle des terres voisines.

L'extraordinaire développement de certains groupes (ainsi l'existence de vingt-six espèces de *Triplax* Herbst pour une faune mondiale d'une centaine d'espèces serait un argument en faveur de cette idée.

Le tableau que nous venons de donner montre déjà qu'il n'en est rien.

L'analyse comparée de la faune des Rhopalocères africains et malgaches va nous prouver que les dissemblances entre la composition de ces deux faunes sont très profondes (1).

L'étude de la faune des *Scarabæidæ* africains et malgaches, de celle des Formicides africains et malgaches, nous donnerait des résultats comparables. La faune malgache n'est pas simplement une faune africaine appauvrie mais une faune différente. Tel groupe, très diversifié à Madagascar, sera à peine représenté en Afrique, et réciproquement. Sans raison apparente, l'évolution de chaque groupe afro malgache a obéi à des lois différentes dans les deux régions qu'il a occupées.

	AFRIQUE	MADAGASCAR
Papilionidæ		
Papilio L. (2)	66	12
Pieridæ		
PSEUDOPONTIINÆ		
Pseudopontia Plœtz	2	–

(2) Le groupe *Pharmacophagus* Haase n'est représenté qu'à Madagascar.

(1) Le tableau ci-dessous est basé sur les chiffres du SEITZ; certaines modifications taxonomiques sont intervenues depuis la parution de ce travail. D'autre part, nombre d'espèces africaines ont été décrites au cours des vingt dernières années. Mais ces corrections, qui ne pourraient être apportées que par un spécialiste, ne modifieraient pas le sens réel du tableau.

Source : MNHN, Paris

	AFRIQUE	MADAGASCAR
PIERINÆ		
Leptosia Guén.	3	2
Herpœnia Butl.	1	1
Mylothris Huebn.	31	3
Appias Huebn.	10	4
Belenois Huebn.	19	4
Pinacopteryx Wall.	17	5
Synchlœ Huebn.	4	
Pieris Schr.	1	
Euchlœ Huebn.	1	
TERACOLINÆ		
Calopieris Auriv.	1	
Teracolus Swains.	50	1
Eronia Huebn.	7	1
COLIADIN		
Catopsilia Huebn.	1	3
Terias Swains.	7	5
Colias F.	3	
Danaididæ		
Danaida Latr.	6	1
Amauris Huebn.	18	2
Amaurina Auriv.	2	
Satyridæ		
ELYMNIINÆ		
Elymniopsis Fruhst.	3	– à affinités asiatiques
SATYRINÆ		
Melanitis F.	3	1
Gnophodes Doubl.	4	1
Mycalesis Huebn.	64	
Henotesia Butl.	13	29
Smithia		1
Heteropsis Boisd.		1
Pararge Huebn.	1	
Aphysoneura Karsch	1	
Meneris Westw.	3	–
Leptoneura Wall.	7	–
Cœnyra Hew.	2	–
Physcœneura Wall.	3	–
Pseudonympha Wall.	12	–
Neocœnyra Butl.	13	–
Ypthima Huebn.	9	17

Source MNHN, Paris

	AFRIQUE	MADAGASCAR
Nymphalidæ		
CHARAXIDINÆ		
Euxanthe Huebn	5	1
Charaxes Ochs.	64	8
Palla Huebn.	4	
NYMPHALINÆ		
Cymothæ Huebn.	54	1
Euptera Staud	7	
Pseudathyma Staud	4	
Euryphura Staud.	1	
Euryphœdra Staud.	1	–
Harmilla Auriv.	1	–
Crenidomimas Karsch	1	
Diestogyna Karsch	46	–
Euryphene Westw.	55	–
Euphædra Huebn.	36	–
Hamanumida Huebn.	1	–
Aterica Boisd.	2	1
Cynandra Schatz et Röber	1	–
Pseudargynnis Karsch	1	–
Catuna Kirby	4	–
Pseudoneptis Snellen	1	–
Pseudacræa Westw	20	2 (1)
NEPTIDINÆ		
Neptis F	25	3
MARPESIINÆ		
Cyrestis Boisd	2	1
EUNICINÆ		
Crenis Huebn	14	3
EURYTELINÆ		
Byblia Huebn.	3	1
Mesoxantha Auriv.	1	–
Ergolis Bois.	4	–
Neptidopsis Auriv.	2	1
Eurytela Meyr.	2	1
VANESSINÆ		
Kallima Westw.	4	–
Apaturopsis Auriv.	1	1
Hypolimnas Huebn	10	6
Salamis Boisd	6	2
Catacroptera Karsch	1	
Precis Huebn	23	8
Vanessula Dewitz	1	–
Pyrameis Huebn.	[illegible]	1
Antanartia Rotsch. et Jord	4	2
ARGYNNIDINÆ		
Smerina Hew.	–	1
Lachnoptera Doub.	2	

(1) dont une espèce formant un petit groupe très isolé à elle seule.

Source : MNHN, Paris

	AFRIQUE	MADAGASCAR
Atella Doubl	1	-
Argynnis F.	5	-
Acraeidæ		
Planema Doubl.	27	-
Acræa F.	127	16
Pardopsis Trimen		1
Libytheidæ		
Libythea F.	2	2
Lemoniidæ		
Saribia Butl.		1
Abisara Feld.	8	-
Lycænidæ		
LIPTENINÆ		
Alæna Boisd.	9	-
Telipna Auriv.	12	-
Cooksonia Druce	1	-
D'Urbania Trimen	3	-
Sheffieldia Druce	1	-
Pentila Westw	44	-
Mimacræa Butl.	23	
Pseuderesia Butl.	30	
Citrinophila Kirby	6	-
Teriomima Kirby	6	-
Latinopoda Butl.	7	
Liptena Westw.	45	
Micropentila Auriv.	9	
Eresinopsides Staud.	1	
Eresina Auriv.	2	
Argyrocheila Staud.	1	
Aslauga Kirby	9	-
Euliphyra Holl.	2	-
Teratoneura Dudg.	1	
Iridana Auriv.	4	-
Deloneura Trimen	4	
Batelusia Druce	1	
Tumerepes Beth. Baker	1	
Neaveia Druce	1	
Epitolina Auriv.	2	-
Phytala Westw.	6	-
Epitola Westw.	49	
Hewitsonia Kirby	3	-
Pouellana Beth. Bak	1	
LYCÆNINÆ		
Megalopalpus Rœber	4	-
Lachnocnema Trimen	8	1
Deudorix Hew	46	4
Myrina F	5	-
Pseudaletis Druce	9	
Oxylides Huebn.	5	

Source : MNHN, Paris

	AFRIQUE	MADAGASCAR
Hypolycæna Felder	16	5
Stugeta Druce	4	
Trichiolaus Auriv.		2
Dapidodigma Karsch	1	
Iolaus Huebn	67	
Aphnæus Huebn	11	
Spindasis Wall.	26	
Chloroselas Butl.	2	
Zeritis Boisd.	4	
Desmolycæna Trimen	1	
Axiocerses Huebn	7	
Leptomyrina Butl	4	1
Capys Hew.	3	
Phasis Huebn	31	
Crudaria Wall	1	
Eriksonia Trimen	2	1
Spalgis Moore	2	1
Arrugia Wall.	3	-
Lycænesthes Moore	88	1
Cupido Schr.	149	1
Heodes Dalm.	3	

Lacunes et dysharmonies entre la faune africaine et la faune malgache font douter de l'homogénéité de cette dernière.

b. **Indice de diversité**

Nous conservons ici, sans les ajuster aux nouvelles captures, les indices publiés en 1952 pour certains groupes de la faune malgache :

Groupe	Indices X	Indices z	n_1	N	p. 100 endémisme
Zygoptères	5,5	0,90	17	63	90
Hémipt. aquat.	16	0,86	14	105	85
Hydrophilides	14	0,89	13	124	72
Cochenilles	54	0,71	39	135	54
Sphecides	10,6	0,94	10	172	85
Melolonthines	7,2	0,96	7	213	100
Pentatomides	76	0,73	59	224	91
Rhopalocères	30	0,90	27	283	86
Braconides	44	0,90	40	418	88
Carabiques	86	0,92	79	1097	93
Curculionides	124	0,89	111	1103	99

Source : MNHN, Paris

Planche XVII. Ile Maurice. *a*. Selle du Pouce, bordure de la forêt taillée par le vent;
b. Gorges de la Riviere Noire, forêt.
(Clichés R.P.)

Source : MNHN, Paris

L'examen de ces chiffres montre que, dans l'ensemble, la variation de l'indice de diversité suit les principes exposés par WILLIAMS et croît avec le nombre d'espèces du groupe considéré. Ceci serait en faveur d'une faune homogène.

Cependant les écarts sont assez considérables, et peu explicables.

D'autre part, l'emploi de cet indice et de quelques autres va nous montrer les profondes différences séparant l'Afrique de Madagascar.

L'indice de diversité de WILLIAMS oppose, nous venons de le voir, le nombre de genres monospécifiques au nombre total d'espèces d'une famille Il ne rend par suite que très imparfaitement compte de l'ampleur de la spéciation car il ne tient compte que du cas extrême des genres monospécifiques.

On peut songer à utiliser l'*indice de richesse spécifique* donné par le quotient nombre d'espèces, nombre de genres, cet indice donne une évaluation sommaire de l'intensité de la spéciation.

Nous avons tenté d'utiliser, avec ces indices, classiques, un nouvel indice (1) donné par :

$$K = \frac{N_1}{N_2}$$

N_1 nombre d'espèces appartenant à des genres polyspécifiques (de plus de 10 espèces).

N_2 nombre total d'espèces de la famille.

En considérant que pour K — 0,5 la spéciation est moyenne, nous aurons :

$$K_1 < 0{,}5 < K_2$$

pour lesquels K_1 groupera les familles à faible spéciation et K_2 les familles à forte spéciation.

Bien entendu, comme pour l'indice de WILLIAMS, ces chiffres n'auront qu'une valeur relative car la définition des genres n'est pas absolument équivalente dans tous les groupes et l'on sait que les limites génériques sont d'autant plus étroites que le groupe est mieux connu (Mammifères, Oiseaux). D'autre part, certains auteurs donnent aux sous-genres une valeur égale à celle que d'autres accordent aux genres. Enfin le choix de dix espèces par genre est

(1) Nous l'avons basé, pour les Coléoptères, sur les chiffres donnés par le *Coleopterorum Catalogus*, établis à des époques diverses de 1910 à 1950. Etant donné que nous comparons, non pas des richesses absolues, mais des indices, les résultats ainsi obtenus doivent être très proches de la réalité, même pour les données statistiques les plus anciennes

Source MNHN, Paris

un choix parfaitement arbitraire et ne saurait se transposer à d'autres régions géographiques; il a pour objet d'opposer nettement les genres à intense prolifération spécifique et les genres à spéciation moyenne. Bien entendu cette valeur est en rapport avec les caractères apparents de la faune; dans le cas d'une île de petites dimensions, N_1 pourrait être basé sur les genres de plus de 5 ou de plus de 2 espèces, etc.

On peut cependant, de façon très grossière, accepter les chiffres obtenus par le calcul de cet *indice de spéciation* en ne les appliquant qu'à des groupes homogènes et en y voyant une indication sommaire. Celle-ci conserve l'avantage d'être d'un maniement facile et plus proche de la réalité que l'indice de richesse spécifique.

Appliqué à la majorité des familles (ou exceptionnellement des sous-familles) de Coléoptères malgaches, lorsque celles-ci sont représentées par au moins trente espèces, nous obtenons la distribution suivante :

	p. cent		p. cent
Alleculidæ	93	*Gyrinidæ*	58
Mordellidæ	90	*Nitidulidæ*	52
Lycidæ	87	*Eumolpinæ*	50
Buprestidæ	85	*Dytiscidæ*	48
Cleridæ	81	*Lamiinæ*	45
Elateridæ	73	*Coccinellidæ*	44
Melolonthinæ	68	*Melyridæ*	39
Endomychidæ	63	*Prioninæ*	33
Eucnemidæ	62	*Pselaphidæ*	30
Lagriidæ	61	*Anthribidæ*	30
Curculionidæ	59	*Histeridæ*	23
Paussidæ	58	*Brenthidæ*	15

Nous voyons ainsi que la majorité des familles ont un indice de spéciation supérieur à 50 p. 100. Cet indice atteint des valeurs exceptionnelles chez les *Alleculidæ*, les *Mordellidæ* et les *Lycidæ* chez qui, et en particulier chez les derniers les lacunes de la faune malgache par rapport à la faune africaine sont très marquées L'indice des *Buprestidæ* tient à la prolifération fantastique des *Polybothris*, mais il est à peine supérieur à celui des *Cleridæ* dont aucun genre n'atteint à une richesse réellement aberrante.

La faible valeur de l'indice de spéciation des *Prioninæ* s'explique par la faible spéciation générale de la sous-famille où l'évolution aboutit à une multiplication des genres et, pour certaines espèces, des races biologiques ou géographiques. Pour les Psélaphides on peut l'expliquer par le petit nombre de stations explorées pour des insectes à spéciation géographique très marquée. Mais les basses

Source : MNHN, Paris

valeurs observées pour les *Histeridæ* et les *Brenthidæ* ne s'expliquent pas aisément. Traduisent-elles une arrivée tardive dans la faune générale ? Il n'est peut-être pas inutile de rappeler que ces deux groupes sont, en fait, très mal représentés à Madagascar.

La limite de trente espèces par famille, indiquée plus haut, peut sembler trop arbitraire Aussi est-il bon de noter que certaines au moins des familles représentées par un nombre d'espèces inférieur à 30 montrent des indices de spéciation élevés · ainsi les *Ptinidæ* avec un indice de 80 p. 100 pour quinze espèces et les *Acanthoceridæ* avec 76 p. 100 pour treize espèces Mais il est évident qu'avec de si petits nombres le hasard joue un très grand rôle et peut fausser totalement les résultats.

Nous allons comparer les divers indices que nous venons de définir, dans trois familles de Coléoptères, l'ordre est choisi parce qu'il est relativement le mieux connu de tous et les familles retenues, qui comptent plusieurs centaines d'espèces, ont été prises parmi les aquatiques, les terrestres xylophages ou phytophages et les terrestres carnivores.

Nous obtenons pour ces familles le tableau suivant .

	Afrique	Madagascar
Cleridae :		
x . . .	0.96	0 93
X . .	17	33
Rs	8,29	8 0
K	0,72	0 81
Elateridae		
x .	0,97	0,92
X .	17	19
Rs	14,2	4 7
K .	0,85	0,73
Dytiscidae		
x .	0,95	0,94
X	14	9
Rs	10	5,2
K	0,81	0,48

Il apparaît aussitôt que les familles examinées ont des valeurs de x sensiblement homogènes tant en Afrique qu'à Madagascar, mais que l'*indice de diversité* (X), presque uniforme en Afrique, montre des différences du simple au quadruple à Madagascar et est tantôt double à Madagascar de ce qu'il est en Afrique, tantôt moitié Or, nous savons qu'en principe, dans une faune homogène, les valeurs de ces indices sont parallèles aux variations du nombre

Source : MNHN, Paris

total d'espèces. Dans le cas considéré, la faune malgache étant plus pauvre que la faune africaine, les écarts entre les indices prennent une valeur particulière.

L'*indice de richesse spécifique* (Rs) paraît en général plus faible à Madagascar qu'en Afrique, bien que les variations n'en soient pas parallèles

L'*indice de spéciation* (K), enfin, est tantôt plus élevé, tantôt à peine moitié, à Madagascar de ce qu'il est en Afrique.

L'analyse comparative pourrait être étendue à toute la faune, mais les renseignements qu'elle apporterait, et qui seraient évidemment précieux pour l'étude autécologique, n'ajouteraient sans doute rien à ce que nous avons cherché à établir.

Nous pouvons affirmer que, malgré le caractère foncièrement africain de la faune malgache, il n'existe aucun parallélisme entre elle et la faune africaine et si la seconde peut être considérée comme homogène, la première doit être définie comme hétérogène.

Tout se passe comme si la faune malgache n'était pas une faune homogène, mais une faune formée à partir d'un nombre très faible de types génériques, auxquels une évolution prolongée, dans des conditions écologiques continentales et non insulaires, a permis de prendre certains des traits des faunes continentales.

Les chiffres ci-dessus pourraient aussi s'appliquer à une faune archaïque en voie d'appauvrissement, mais la composition faunistique, la rareté des sous-familles endémiques s'opposent formellement à cette interprétation.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LES ESPECES IMPORTEES RECEMMENT

Il nous faut ici distinguer, dans toute la mesure du possible, entre les introductions volontaires (1), que l'on peut du moins lorsque les documents ont été conservés dater, et les introductions proprement accidentelles, pour lesquelles la connaissance de la date d'introduction ne peut s'établir que par déductions.

Nous allons tenter d'énumérer les premières :

INSECTES

Dactylopius coccus (Costa) et *indicus* Green. — La première de ces espèces a été introduite volontairement en 1923-1924 de l'île Maurice pour détruire les peuplements d'*Opuntia vulgaris* du sud de l'Ile. Elle avait été introduite en 1797 à la Réunion à partir d'une souche mauricienne, elle-même d'origine indienne. Le succès de cette introduction a été foudroyant et les Raquettes ont presque disparu, ne subsistant qu'en peuplements limités, et atteints par la Cochenille. La seconde espèce, découverte sur des *Opuntia* du Sud en 1949, a sans doute été introduite en même temps que *coccus*. Rappelons que les *Opuntia* épineux, sans doute introduits à Madagascar par les Portugais au XVIe siècle, et d'abord très abondants, avaient disparu, selon DUPETIT THOUARS, à la fin du XVIIIe siècle. Y a-t-il eu plusieurs introductions de Cochenilles suivies de la disparition presque totale de la Cactée, totale de la Cochenille, puis d'une nouvelle multiplication de l'*Opuntia* ?

Anaphoidea nitens Gir. (*Mymaridæ*), introduit de Maurice par FRAPPA, en 1948, pour lutter contre le *Gonipterus* Schœnh. de l'Eucalyptus. Acclimatation pleinement réussie dans la région de Périnet.

Apanteles flavipes Cam. et *sesamiæ* Cam. (*Braconidæ*), introduits de Maurice par J. BRENIÈRE et L. CARESCHE, en 1955 et 1956, pour

(1) Bien entendu, nous n'envisagerons pas ici la question des animaux domestiques, éventuellement devenus marrons, bien que le problème des bœufs malgaches, celui des chats sauvages et celui de *Viverricula rasse* Horsf. posent au biogéographe de multiples questions encore non résolues.

Source : MNHN, Paris

lutter contre les *Sesamia;* pas retrouvés après les lâchers à Tananarive et à Ambilobe.

Prospaltella berlesei Silv., introduit par nous, en 1949, à Tananarive pour lutter contre la Cochenille du Pêcher; pas retrouvé depuis.

Xanthopimpla stemmator Thunb. (*Ichneumonidæ*), introduit en 1958 de Maurice par L. Caresche et J. Brenière; lâchers à Ambilobe; l'espèce n'a pas été retrouvée.

Lixophaga diatræ Towns. (*Tachinidæ*) introduit en 1955 de la Guadeloupe par L. Caresche. Pas de succès apparent.

Metagonystylum minense Towns. (*Tachinidæ*), introduit en 1955 de la Guadeloupe par L. Caresche. Pas de succès apparent.

Teleonomeia scrupulosa Stal (*Tingitidæ*), introduit, en 1952, des îles Hawai par nous, pour lutter contre les *Lantana.* Introduction réussie à Tananarive où l'espèce a été régulièrement retrouvée ensuite pendant les cinq années suivantes. Lâchers faits en 1952 à Maroantsetra et à Nosy Be. Pas recherché depuis dans ces localités.

Rodolia cardinalis Muls., introduite, en 1949, par nous à Tananarive pour lutter contre *Icerya seychellarum* Westw., retrouvée pendant deux ans, perdue ensuite; peut être encore présente et rare, les *Icerya* s'étant considérablement raréfiées depuis.

POISSONS

Salmo fario L., introduit de France en 1926 et acclimaté dans l'Ankaratra.

S. irideus Gibbons, introduit de France en 1922, à peu près acclimaté dans l'Ankaratra, bien que le stock soit continuellement enrichi par des lâchers volontaires.

Carassius auratus L., introduit en 1861 par J. Laborde; si bien acclimaté qu'il est nommé localement *trondro gasy* : le poisson malgache.

Tanichtys albonubes Lin., introduit en 1952, acclimaté à Tananarive.

Gambusia affinis holbrooki Girard, introduit en 1929 par le Dr Legendre et parfaitement acclimaté.

Lebistes reticulatus (Peters), introduit par l'I R S M. en 1949; acclimaté très largement.

Xiphophorus helleri Heckel, introduit par l'I.R.S.M. en 1952; acclimaté à Tananarive.

Micropterus salmoides (Lacép.), introduit par le Service des eaux et forêts, en 1951, et largement acclimaté.

Source : MNHN, Paris

Tilapia macrochir Boul., *nilotica* (L.), *mossambica* Boul., *melanopleura* Dum., *nigra* Gunther, *zillii* Gervais, introduits de 1949 à 1956 par le Service des eaux et forêts et par l'I.R.S.M. et acclimatés largement.

Osphromenus goramy Lacep., introduit en 1857, acclimaté sur la côte Est et au Sambirano.

Macropodus opercularis (L.), introduit par l'I.R.S.M. en 1953, acclimaté à Tananarive; peut jouer un rôle comme malacophage dans la protection contre la bilharziose.

Le grand nombre d'espèces de Poissons acclimatés, soit pour lutter contre les Moustiques et les Mollusques vecteurs de bilharziose, soit pour développer la rizi-pisculture ou la pisciculture seule, s'oppose à la faible faune de Poissons endémiques et contribuera certainement à bouleverser complètement les anciens équilibres biologiques. On peut en attendre la rapide destruction de la faune aquatique endémique ou du moins son extrême raréfaction. L'introduction de certains *Tilapia* Smith, herbivores, poserait en outre des problèmes aux riziculteurs.

BATRACIENS

Rana tigrina tigrina Daudin, espèce asiatique, sans doute introduite il y a une dizaine d'années dans la région de Majunga. Bien acclimatée, elle a été depuis transportée dans le Sambirano et tend à s'étendre autour de ses zones de première introduction. Elle a été reconnue à Tananarive même en août 1960.

OISEAUX

Acridotheres tristis L., introduit avant 1879 sur la côte Est, bien acclimaté et en voie d'extension (cf. p. 301).

Malgré de nombreux essais d'acclimatation d'autres espèces d'Oiseaux gibier, celles-ci n'ont pas eu, jusqu'ici, de succès.

MAMMIFÈRES

Le Daim d'Europe et un Cerf d'Indochine ont été introduits, vers 1928, le premier dans le haut Ankaratra, le second à Périnet, ils s'y sont adaptés et s'y maintiennent.

A ces introductions volontaires on peut opposer des introductions purement accidentelles qui sont, certes, très nombreuses; faute de documents précis, leur genèse est en général très difficile à retracer.

BIBL. DU MUSEUM PARIS
Source MNHN, Paris

Aussi n'en citerons-nous que quelques exemples choisis :

Tunga penetrans L., la puce chique, qui paraît avoir été très largement éliminée sous l'action des traitements insecticides par poudrage; avait été sans doute introduite au cours des opérations militaires du dernier quart du XIXe siècle. Elle s'était rapidement répandue sur la plus grande partie de l'Ile.

Gonipterus scutellatus Gyll., apparu en nombre sur les Eucalyptus de la falaise orientale, puis du Centre, après 1945.

Hermetia illucens Meig., Stratiomyide de grande taille, subanthropophile, cosmopolite d'origine américaine, n'a été signalé de Madagascar qu'à partir des récoltes de SLYRIG vers 1930. Il n'est connu que de quelques localités éparses (Maroantsetra, Tananarive, des stations du Sud) et y demeure rare; si son acclimatation a réussi, son expansion paraît rencontrer de sérieux obstacles.

Sipyloidea sipylus Westw., Phasmide indonésien, n'a été observé, à Tananarive et à Périnet, où il est fort commun, qu'à partir de 1954. Son arrivée doit être récente car, très prolifique et très abondant actuellement, il ne paraît pas avoir été récolté à Tananarive avant 1940. On l'a capturé en 1959 à Maroantsetra (1).

D'autres introductions ne sont pas dues à des agents extérieurs, ainsi *Pelecanus rufescens* Gmel., signalé jadis par VERREAUX mais jamais retrouvé depuis et que RAND en 1930 ne conservait pas dans la faune malgache. Une colonie prospère en a été repérée près d'Antsalova, par P. Griveaud, en 1958 et y existait encore en août 1960 (2).

La plupart des Insectes non endémiques parasites de l'homme, du bétail, ou des plantes cultivées ont certainement été l'objet également d'introductions involontaires. La liste en serait très longue, mais ces introductions remontent très inégalement loin et à des dates en général indéterminables, au moins avec une certaine précision. Si l'on peut prendre comme *terminus a qua*, dans tous les cas, la date d'introduction de l'animal ou de la plante hôte, rien n'impose de rapprochement plus précis entre cette date et celle

(1) L'absence de documents précis pour l'introduction de la plupart des plantes cultivées de Madagascar ne permet pas en général d'apprécier avec précision les dates d'arrivée de nombreux Insectes phytophages ou xylophages manifestement introduits. A Maurice, dont l'histoire botanique et l'entomologie sont bien connues, une note inédite de CARIÉ donne quelques dates un peu plus précises.

C'est ainsi que :

Belionota prasina Thunb. aurait été introduit au milieu du XVIIIe siècle.

Chrysobothris dorsata F., en 1740.

(2) Cependant les bois sculptés anciens de tombeaux sakalava de la région figurent le Pélican de façon très reconnaissable. La colonie actuelle a pu échapper à RAND.

Source : MNHN, Paris

de l'arrivée du parasite Les délais dus à la période de non infestation peuvent être très inégaux, tantôt nuls, tantôt très courts, tantôt démesurément longs Et les dates d'introduction des hôtes sont en outre d'ordinaire inconnues; pour certaines espèces qui faisaient partie d'un cycle culturel aujourd'hui dépassé, *Phœnix reclinata*, ou le Sorgho par exemple, elles se trouvent reportées à un passé si lointain que l'on en vient parfois à douter de ce qu'elles aient été introduites volontairement. On peut y rattacher la Pintade et peut-être le Potamochère.

Les Achatines de par leur actuelle répartition, avec un foyer d'intense multiplication au Sambirano, paraissent aussi des immigrants relativement récents.

L'expansion des immigrants récents

Il est évidemment très difficile de retracer l'expansion des immigrants au fur et à mesure de leur multiplication locale.

Dans une certaine mesure cependant, cette expansion paraît se modeler sur les grandes unités définies par les botanistes.

Quelques exemples nous le montreront :

Acridotheres tristis Linné aurait été introduit sur la côte Est de Madagascar, sans doute à partir de la Réunion, vers la première moitié du siècle dernier. En 1879, Milne Edwards et Grandidier ne le signalent qu'entre Tamatave et la Pointe à Larrée; en 1936, il atteignait Brickaville au Sud, Fénérive au Nord, et était présent, domestiqué à Maroantsetra; Lavauden, en 1937, le signalait au nord de Fénérive; en 1946-1948, Milon indique qu'il atteint, vers l'Ouest, la station de Mouneyres, en 1951, J Hibon le signale à Mananjary, Manakara et Vohipeno et nous l'observions à Vatomandry; en janvier 1953, J. Vadon le reconnaît sauvage à Maroantsetra; enfin, en 1958, il est introduit, volontairement, au Bas-Sambirano.

Il occupe donc la région de l'Est et son annexe du Nord-Ouest.

Onthophagus depressus Har., de la côte orientale d'Afrique, a été découvert à Anakao, au sud de Tuléar, en avril 1953; puis à Manombo au nord de Tuléar et à Saint-Augustin, en mars 1956; enfin à Tongobory, en avril 1957.

Il n'y a là, sans doute, qu'une première phase, car les *Oryctes* vont nous montrer des exemples d'extension plus vaste, qui aboutit à des répartitions très différentes (figs 118 et 119).

Deux espèces d'*Oryctes* Ill., *gigas* Cast. et *boas* F., sont d'origine africaine et de pénétration certainement assez récente bien qu'impossible à dater avec précision à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Le premier est localisé au Sambirano et à la région de Majunga. Son expansion s'est faite en tache d'huile, sans s'arrêter aux limites des zones climatiques ou botaniques.

Le second couvre toute l'Ile, sauf une étroite bande dans la région centrale de la côte Est. Tout se passe comme si le peuplement de l'Est s'était effectué à partir des seuils faisant communiquer Est et Ouest au Nord (vers Maroantsetra) et à l'Extrême-Sud. La barrière à l'expansion aurait été ici géographique (les hauts sommets de la falaise centrale) et non strictement climatique.

Ainsi, l'expansion de nouveaux immigrants, qui paraît au début se modeler sur les zones climatiques et botaniques, peut parfois se faire en tache d'huile ou passer outre à ces limites.

Une évolution très rapide des populations d'immigrants peut être signalée pour *Geopelia striata* L. Cette Tourterelle orientale, introduite et acclimatée à Madagascar, y était très répandue avant 1879; en 1930, RAND notait sa disparition totale. Elle n'a pas reparu.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LES ESPECES DISPARUES RECEMMENT

Nous disposons à Madagascar de documents sur les espèces animales disparues pour un ensemble de formes subfossiles (Lémuriens géants (1), Æpyornithes, Carnassier de grande taille, Hippopotame nain, Tortue géante) sans doute contemporains, pour certains d'entre eux au moins, des premiers hommes occupant l'Ile (2), et pour un *Coua* Schinz, *C. delalandei* Temm. (fig. 103) décrit de la côte Est en 1828 et jamais revu depuis. Comme il s'agit d'une espèce de grande taille, provenant d'une zone qui a été très activement déboisée, sa disparition paraît probable.

Les Lémuriens géants et les Æpyornithes, qui montrent une évolution hypertélique, se seraient sans doute de toute façon éteints naturellement, sans intervention de l'homme. L'existence d'un cycle d'assèchement du Sud a pu contribuer aussi à leur extinction, mais n'explique pas celle des Æpyornithes du bassin d'Antsirabe, resté largement humide. Tout au plus l'homme a-t-il dû hâter la disparition de ces géants attardés. Il est frappant de constater l'existence de formes géantes fossiles dans tous les groupes de Lémuriens, même dans les groupes actuels : *Daubentonia robusta* Grand., *Propithecus verreauxoides* Lamb., *Prohapalemur* Grand., par exemple.

Mais, du fait de l'homme, la disparition de nombreuses espèces actuelles paraît sérieusement menaçante, en particulier celle des Lémuriens, abattus comme gibier, étonnamment sans défense, et dont la raréfaction est très rapide. Nombre de formes de Lémuriens, en particulier les Propithèques de l'Ouest et du Sud, étroitement localisés à une forêt isolée, disparaissent avec celle-ci.

(1) Edentés, si l'attribution à ce groupe du *Plesiorycteropus madagascariensis* Filhol est retenue.

(2) Du moins c'est ce que nous donnent à penser le récit de Flacourt sur le Grand Oiseau des Ampatres, et les traces *d'instrument de métal* relevées, selon G. Grandidier, sur certains ossements subfossiles. Peut-être aussi certains récits qui pourraient s'appliquer à l'Hippopotame nain.

Source : MNHN, Paris

D'autre part les déboisements, séparant de faibles lambeaux de bush ou de forêt, isolent de petits groupes de Lémuriens trop peu

Fig. 103 — *Coua delalandei* Temm. (d'après Grandidier)

Source : MNHN, Paris

importants pour pouvoir résister à l'action des maladies ou des prédateurs (1).

Il paraît évident que des milliers d'espèces d'Insectes et d'Invertébrés ont dû disparaître de même au cours des derniers siècles. Ces disparitions ont été, pour partie, la conséquence du jeu normal de la sélection naturelle effaçant continuellement certaines morphes tandis que d'autres prennent naissance. Il y a là un processus qui a joué de toute antiquité. Mais aussi, et surtout, le défrichement systématique qui a transformé 75 p. 100 de la surface du pays en terres de culture ou en une monotone prairie, a entraîné la destruction des espèces inféodées, directement ou indirectement, à la forêt et localisées à tel ou tel biotope particulier.

La disparition récente d'espèces de Vertébrés et d'Invertébrés se retrouve aux Mascareignes où les Tortues, divers Oiseaux, des Lézards se sont éteints depuis la découverte des îles par l'homme. Il semble possible que ces disparitions aient débuté, là aussi, bien avant l'arrivée de l'homme et tout à fait en dehors de son action.

En effet, dans les grottes de Rodriguez, d'où ont été exhumés les restes des Oiseaux éteints, on a trouvé trois Gastéropodes : une *Achatina* Lam., une *Pupa* Bolt et l'*Helix bewsheriana* Morelet, et un grand Diplopode, actuellement inconnus dans l'Ile. Or, il est douteux que ces formes aient pu être anéanties, directement ou indirectement, par l'homme. D'autant qu'elles peuplaient une plaine calcaire, dont la végétation a toujours été de type xérophytique, et dont le défrichement par l'homme n'a pas été tel qu'il puisse entraîner l'extinction de la faune.

De toute façon, il nous faut souligner l'importance des disparitions qui ont eu lieu en un temps très court, à la fin du pleistocène ou aussitôt après. Si elles n'ont pas été dues à des alternances particulièrement rapides de pluviaux et de displuviaux, nous devons supposer qu'aux époques antérieures leur cadence a dû être la même et, par suite, que nous ne pouvons plus connaître qu'une fraction peut-être non caractéristique de la faune malgache. Si au contraire ces disparitions ont été déterminées par les fluctuations climatiques, nous pouvons admettre que deux groupes d'animaux ont été favorisés dans leur survie : les formes adaptées au milieu très hygrophile tel que l'est le milieu forestier de l'Est, et les

(1) La coutume Beosy ancienne qui consistait à capturer de jeunes Lémuriens, leur faire des marques d'oreille, les châtrer, puis les relâcher et les laisser s'engraisser naturellement, avant de les reprendre pour les manger, a disparu. Les Lémuriens sont soit tués sur-le-champ, soit engraissés, captifs, dans les villages.

Source : MNHN, Paris

formes adaptées au milieu subdésertique du Sud. Les variations climatiques n'ont pu qu'entraîner pour ces deux groupes des localisations reliques périodiques, suivies de phases d'expansion. Les formes moins étroitement liées à un type climatique extrême n'ont sans doute pas pu résister aux alternances de climats dans ce qu'elles ont d'extrême.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

LES LACUNES DE LA FAUNE MALGACHE

Nous avons signalé plus haut (p. 284) l'existence d'importantes lacunes dans la faune malgache; nous en avons cité un certain nombre; bien d'autres l'ont été par les auteurs qui ont traité de cette faune.

Il ne saurait être question d'énumérer tous les groupes plus ou moins largement répandus en Afrique ou aux Indes et absents de Madagascar.

En signalant certaines des lacunes qui nous ont paru les plus marquantes, nous voudrions surtout montrer ici que ces lacunes peuvent avoir une réelle signification biogéographique, et essayer de les comprendre ou, au moins, de les classer selon un ordre naturel.

C'est ainsi que les *Struthionidæ*, les Calaos, tous les Félins et, à l'exception du Potamochère, tous les Ongulés; toutes les familles de Rongeurs sauf une; les familles de Poissons d'eau douce typiquement africaines; les *Bufonidæ* et les *Hyperoliidæ*, les Batraciens Apodes; les Pythons; tous les Serpents venimeux, les Solifuges, bien qu'abondants en Afrique, manquent dans la Grande Ile.

De même parmi les Insectes, des formes évoluées (*Zygænidæ*, *Membracidæ*, *Meloidæ*, *Copris* Geoffr., *Gymnopleurus* Ill., *Sisyphus* Latr., *Mylabris* F.,) sont absentes ou à peine représentées, les *Dorylinæ* et les Œcophylles font défaut; d'autres, en apparence primitives pourtant : tous les genres de Termites primitifs (*Hodotermes* Hagen, *Stolotermes* Hagen, *Porotermes* Hagen, *Microhodotermes* Sjoest., *Anoplotermes* Muell.), les *Hepialidæ*, etc., par exemple, n'ont pas passé le canal de Mozambique.

Il est aussi des familles, dont on ne peut affirmer qu'elles sont, soit récentes, soit primitives, ainsi parmi les Coléoptères les *Helotidæ*, *Cebrionidæ*, *Throscidæ*, *Dicronychidæ*, ou les deux ordres des Mécoptères (absent) et des Embioptères (représenté seulement par des espèces importées) qui manquent à Madagascar.

Certes, et nous ne le redirons jamais assez, ces lacunes ne sont pas absolument certaines car de nouvelles découvertes restent possibles, elles n'en sont pas moins très probables à l'heure actuelle; d'autre part rien ne permet de supposer que les formes aujourd'hui

Source : MNHN, Paris

absentes de Madagascar s'y sont éteintes mais y ont vécu précédemment; du moins n'en avons-nous, sauf pour les Pythons, nulle preuve.

Nous pouvons grouper les formes absentes de la faune malgache autour de trois types bien distincts :

a. Des formes actuellement largement distribuées dans les zones australes, même lorsqu'elles ne s'y cantonnent pas, tels les *Hepialidæ*, les *Phreatoicidea*, les *Chiasognathinæ*;

b. Des formes africaines ou indo-africaines, réparties en savane comme en forêt et totalement absentes de Madagascar, tels la plupart des exemples donnés plus haut; ces absences ne tiennent pas à l'impossibilité pour ces groupes de vivre dans la Grande Ile car ils sont souvent représentés par des formes qui en sont relativement parentes taxonomiquement et voisines écologiquement même lorsqu'elles n'en sont pas les équivalents : ainsi les *Cetoniinæ* malgaches, sans aucune parenté directe avec les *Cetoniinæ* africains; les *Helictopleurina* remplaçant les *Coprini*, les *Aulonocnemina* se substituant presque aux *Aphodini*, etc.;

c. Des formes africaines ou indo-africaines, richement représentées en forêt ou en savane et ne montrant à Madagascar que quelques rares représentants isolés dans la faune générale, tel l'unique *Cymothoë* Huebn. malgache.

Tout ceci ne peut s'expliquer qu'en admettant que les formes absentes à Madagascar sont parvenues en Afrique Orientale après l'ouverture du canal de Mozambique, et qu'il n'y a eu qu'un nombre limité d'espèces à être en mesure de franchir accidentellement le canal. Mais nous serions alors en mesure de dater l'arrivée en Afrique Orientale d'ordres entiers : les Embioptères ou les Mécoptères; de les opposer à des ordres plus anciens; de constater que les Termites primitifs sont sensiblement contemporains — au niveau du canal de Mozambique — des Fourmis évoluées ou des Coléoptères évolués. Ceci ne fournit pas de renseignements directs sur l'âge absolu de ces groupes mais aide à établir une sorte de hiérarchie de l'ancienneté. Il y aurait là un champ de recherches passionnant, mais qui suppose mieux débrouillée la systématique et la phylogénie des groupes en cause.

Source : MNHN, Paris

a

b

Planche XVIII — Ile Rodriguez — *a*, Bois d'Olive couchés par le vent sur la Plaine Corail.
b, *Pandanus* et point d'eau sur la Plaine Corail
(Clichés R.P.)

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

LA DISTRIBUTION DE LA FAUNE DANS LA GRANDE ILE

Les botanistes, et en particulier PERRIER DE LA BATHIE et HUMBERT, se sont attachés à définir, à l'intérieur de Madagascar, des domaines et des régions basées sur la végétation et s'appuyant en dernière analyse sur la nature du sol et sur les climats locaux (cf. p. 34). Si les limites proposées ne sont pas encore déterminées avec une précision extrême, si de récentes recherches locales (DESCOINGS, *in litt.*) ont pu établir l'importance de la *station* opposée à la *région* et montrer de nombreuses anomalies de distribution, les cartes de HUMBERT resteront cependant durablement la base de toutes les études de géographie botanique dans l'Ile. Les discussions portent plus, en effet, sur le détail des limites d'une part, sur les relations génétiques entre les régions ou les domaines d'autre part, que sur le bien-fondé de ceux ci

L'établissement de limites semblables est, bien entendu, incomparablement plus difficile pour la faune, à la fois par suite de sa mobilité en principe plus grande, et par suite de sa bien plus considérable richesse. Le nombre d'espèces végétales, pour élevé qu'il soit, ne dépasse cependant pas celui des espèces d'un seul des ordres d'Insectes, tel que les Coléoptères ou les Hyménoptères.

Ce travail a cependant été tenté par plusieurs auteurs. Nous pouvons citer, pour l'avifaune, RAND qui reconnait trois provinces :

ORIENTALE : avec trois districts : *Est humide* (englobant les plateaux presque jusqu'au Bongolava, tout l'Ankaizinana, mais pas toute la région de plateaux à l'ouest d'Ihosy), *Montagne d'Ambre; Sambirano.*

OCCIDENTALE : avec un district *Nord* limité au sud par le district du Sambirano et un district *Sud*, au sud de Maromandia, atteignant à peu près Morondava, puis obliquement, les environs d'Ihosy.

SUBDÉSERTIQUE, occupant tout le sud-ouest jusque vers Ihosy et Morondava.

Source : MNHN, Paris

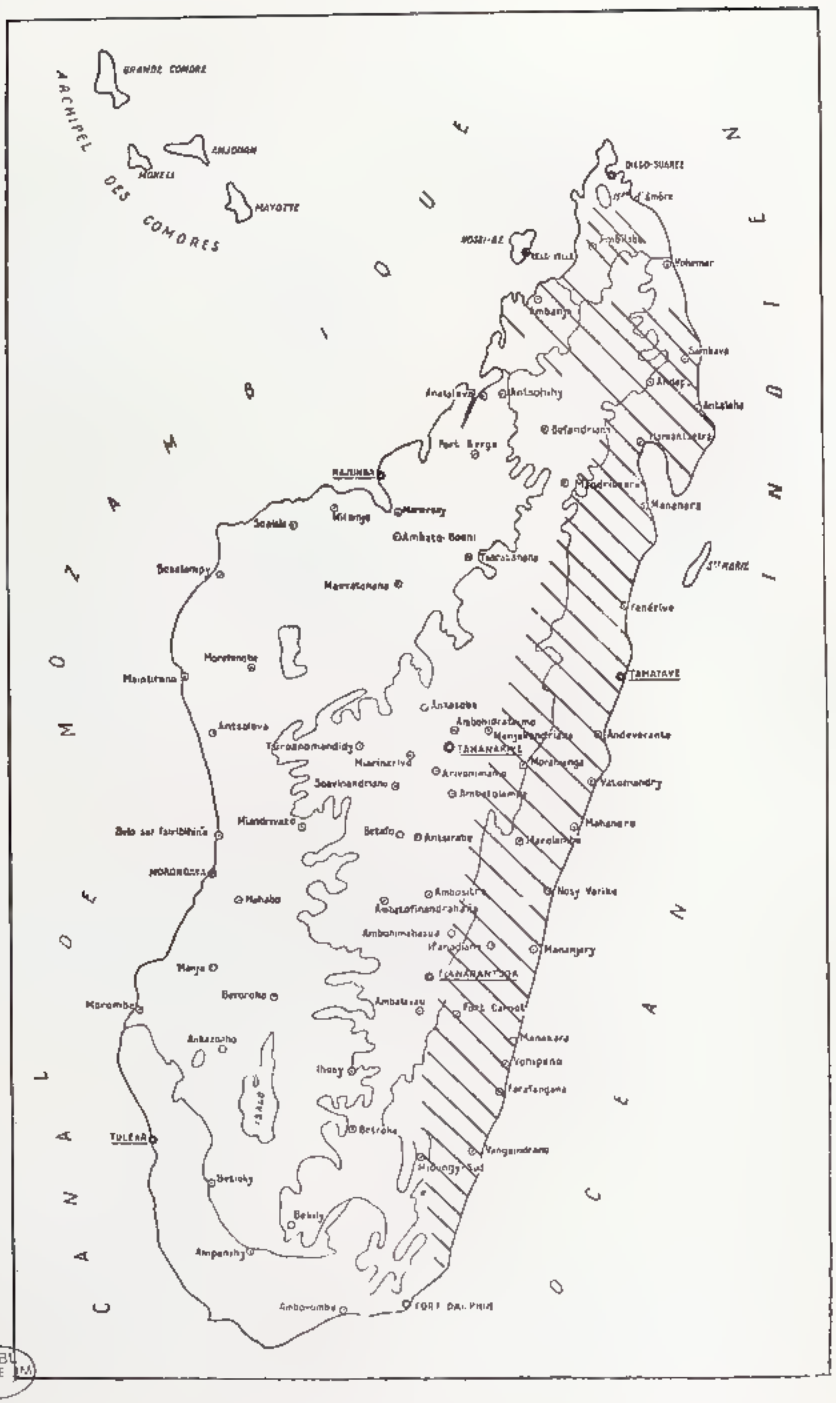


Fig 104. — Distribution de *Nelicurvius nelicourvi* Scop. (d'après RAND)

B. BU MUSE IM

Source : MNHN, Paris

ANGEL reconnait une série de «régions» pour les Lézards : le *Nord*, le *Nord Est* jusqu'à la baie d'Antongil; l'*Est* jusque vers Vangaindrano; le *Sud-Est* jusqu'au Mandrare; le *Sud* jusqu'à l'Onilahy, le *Sud-Ouest* entre Onilahy et Fiherenana, l'*Ouest* jusqu'à Maintirano; le *Nord-Ouest* allant de Maintirano à Ambilobe et englobant le nord de l'Ankaizinana; le *Centre* et, au sud d'Ihosy et au nord d'Antanimora, le *Centre Sud*. Ces régions n'ont pas de base climatique ou géologique et ne peuvent être appliquées pour d'autres groupes.

FISCHER-PIETTE, en se basant sur les Mollusques terrestres, reconnaît quatre districts : *Est* (avec enclave au Sambirano); *Sud Ouest*, jusqu'au Mangoky au Nord, *Ouest*, de la presqu'île d'Anorotsanga à Tuléar, chevauchant un peu sur le Sud-Ouest; *Nord*, pour l'ensemble des milieux situés au nord d'une ligne Ambanja-Vohémar.

Un examen rapide des espèces, ou des genres, les mieux connus, dans l'ensemble de la faune, pour leur répartition, fait apparaître que beaucoup se groupent bien autour d'un certain nombre de types constants de distribution.

Laissant de côté les espèces qui peuplent, de façon plus ou moins discontinue, la totalité de l'Ile, ou qui ne sont connues que de stations isolées, ou enfin dont la distribution est liée à une écologie spécialisée, on peut reconnaître :

a. Des espèces de la région orientale, Sambirano compris ou non. Nous figurons ici la répartition de *Nelicurvius nelicourvi* (Scop., fig. 104 ; celles des *Neodrepanis* Sharpe, *Brachypteracias* de Lafr., *Atelornis* Puch. appartiennent à ce type. Une spécialisation de cette répartition couvre la région centrale;

b. Des espèces de l'Ouest, étendues ou non jusqu'à la montagne des Français et l'Analamerana au Nord et jusqu'à l'Androy au Sud. Tel est le cas des *Polyptychus delicatus* Jord., *pauliani* Viette et *brevis* Ob. (fig. 105), *Coua coquereli* Grand. (fig. 106);

c. Des espèces du Sud, plus ou moins étendues sur le Sud-Ouest. Ainsi *Scarabeus radama* Fairm. (fig. 107), *Monias* Oust. et Grand., *Uratelornis* Rotsch., *Thamnornis chloropetoides* (Grand.) (fig. 108);

Source : MNHN, Paris

d. Des espèces du Nord, localisées en principe à la Montagne d'Ambre, la Montagne des Français, l'Analamerana, l'Ankara et leurs environs, bien que cet ensemble soit très hétérogène; pouvant parfois atteindre le Tsaratanàna et l'Anjanaharibe à l'ouest du Marojejy, comme *Mylothris splendens* Le Cerf;

e. Des espèces des hautes montagnes, couvrant tout en partie des zones altimontanes , ainsi le genre de Diptères *Ocelliusa* Séguy, l'Arctiide *Spilarctia luteoradians* Toulgoet, le genre de Carabiques *Agonorites* Jeann. (fig. 109), les Oiseaux *Dromaiocercus seebohmi* Sharpe et *Sarothrura watersi* (Barth.).

Ces types de distribution répondent à ceux qui ont été définis par les botanistes. Mais avant de les adopter pour la faune, il convient d'en vérifier la généralité, car il est bien évident que les répartitions figurées ci-dessus ont un caractère de perfection schématique assez exceptionnel, la plupart des espèces ont une distribution qui ne couvre qu'une partie de l'une ou de l'autre des régions ainsi définies et beaucoup d'autres peuvent chevaucher plusieurs régions.

Cette vérification ne peut être que statistique, et nous ne saurions la demander qu'à quelques groupes plus particulièrement étudiés sur le terrain et dont la systématique a été récemment revue. Nous nous limiterons ici à un groupe de Vertébrés, les Lézards; un groupe d'Insectes bons voiliers, phytophages, et très activement collectés, les Lépidoptères Rhopalocères; un groupe d'Insectes terricoles, et carnassiers, bien étudiés, les Coléoptères Carabiques.

Nous devons cependant souligner que, même pour ces groupes, de nouvelles découvertes modifieront certainement de façon sensible les tableaux qui suivent. A titre d'exemple, rappelons que la présence dans l'Ouest (Antsingy d'Antsalova) et les pentes occidentales (forêt de Mahajeby près Morafenobe) d'un grand Rhopalocère, considéré jusque là comme typique de la forêt ombrophile de l'Est et des confins du Centre, *Hypolimnas dexithea* Hew., n'a été signalée qu'en 1955 et 1957.

En nous limitant à une analyse statistique très sommaire, nous obtenons pour les deux groupes d'Insectes retenus le tableau suivant, basé sur les divisions géographiques proposées par les botanistes. Tout autre groupement que nous avons pu tenter ne fournit que des chiffres d'endémiques très sensiblement plus bas.

Source : MNHN, Paris

Fig 105. Distribution de *Polyptychus deleatus* Jordan

Source MNHN, Paris

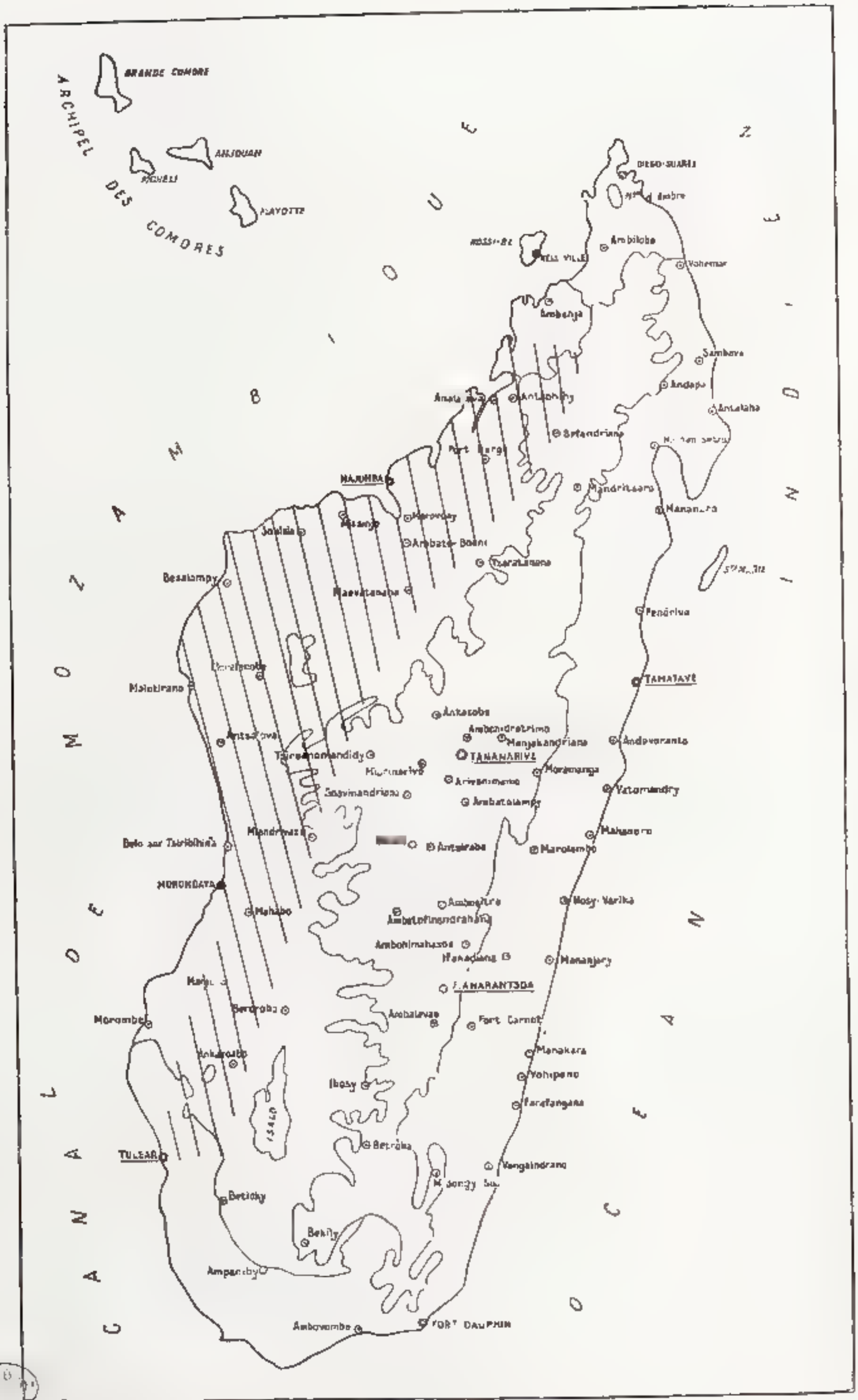


Fig. 106 — Distribution de *Coua coquereli* Grand. (d'après RAND)

Source : MNHN, Paris

Fig. 107. Distribution des *Scarabæini*. *Scarabæus radama* Fairm.; *Neomnematium sevoistra* All.; X *Madatenchus viettei* Paulian

Source : MNHN, Paris

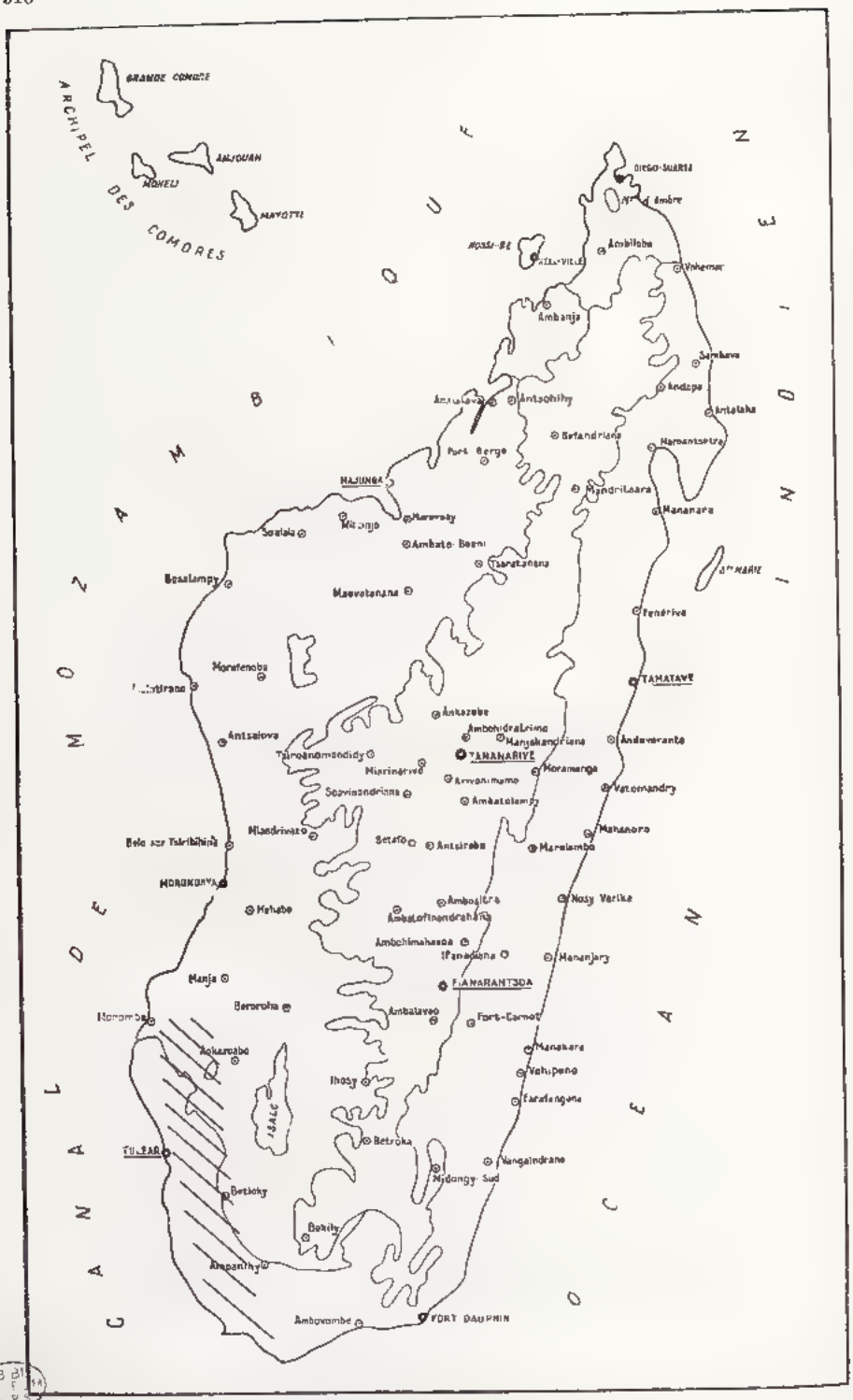


Fig 108. Distribution de *Thamnornis chloropetoides* (Grand.) (d'après Rand)

Source : MNHN, Paris

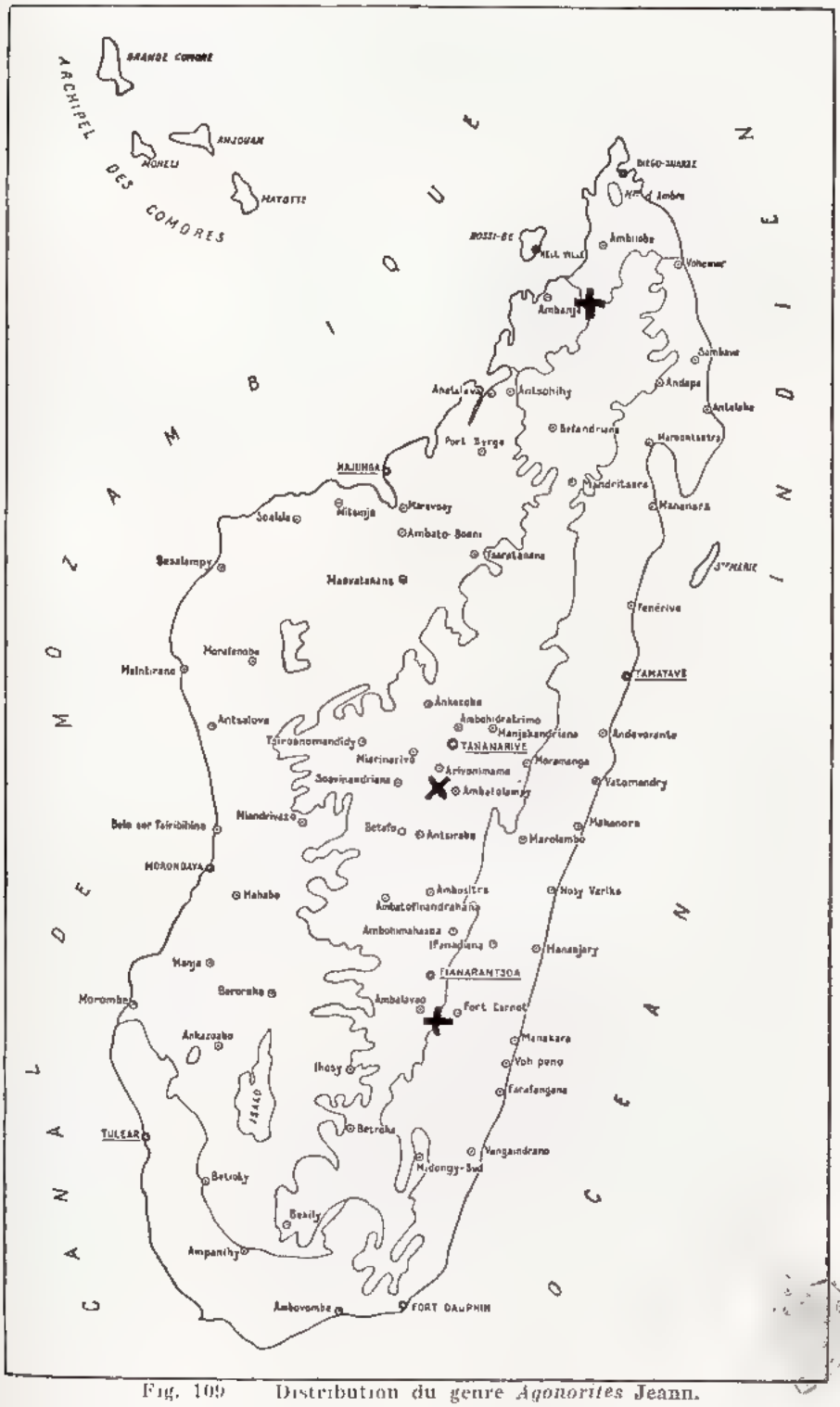


Fig. 109 — Distribution du genre *Agonorites* Jeann.

Source : MNHN, Paris

		Sud	Ouest	Centre	Est	Nord	Sambirano
Caraboidea	Genres présents	102	153	153	151	105	73
	Genres limités à une seule région	7	12	11	19	3	2
	Espèces présentes	189	405	412	534	259	133
	Espèces limitées à une seule région	46	139	159	256	102	40
	% d'espèces limitées à une seule région	25 %	34 %	38 %	48 %	38 %	30 %
Rhopalocères ...	Genres présents	49	47	52	51	42	38
	Genres limités à une seule région	3	2	4	3	–	1
	Espèces présentes	89	96	135	129	83	64
	Espèces limitées à une seule région ..	7	4	55	23	10	6
	% d'espèces limitées à une seule région	7 %	4 %	30 %	18 %	12 %	10 %

Les données du tableau établissent déjà l'importance de l'endémisme régional qu'il permet de mettre en évidence.

En reprenant ces chiffres nous constatons que, pour les Carabiques, les domaines se situent, par ordre de richesse, dans l'ordre suivant : Est, Centre, Ouest, Nord, Sud et Sambirano. L'opposition entre la région sous le Vent et la région du Vent est ainsi très nette, les dimensions limitées du Sambirano expliquant déjà sa relative pauvreté.

L'endémisme ne suit pas la richesse. En particulier si l'Est et le Centre (y compris le domaine de hautes montagnes que l'on ne peut encore isoler complètement au point de vue faunistique, mais dont l'endémisme serait particulièrement fort) montrent une spécialisation très poussée, atteignant presque 50 p 100 pour l'Est, l'endémisme du Sambirano est plus marqué que celui du Sud. L'endémisme du Nord l'emporte de loin sur celui de l'Ouest, avec une faune cependant bien plus pauvre; nous en verrons l'explication tout à l'heure.

L'endémisme générique n'est pas parallèle à l'endémisme spécifique et est anormalement faible pour le Centre et le Nord dont la faune est plus proche de celle de l'Est. Il est en revanche fort pour le Sud.

Source MNHN, Paris

Pour les Lépidoptères Rhopalocères, l'endémisme est, bien entendu, plus faible que pour les Carabiques. La position du Centre est, pour ce groupe, anormale; elle paraît tenir à la multiplication des formes (de valeur taxonomique encore incertaine) de Satyrides qui ont montré une extraordinaire spéciation dans tous les massifs boisés subsistant encore, et auxquelles nous avons conservé ici le rang spécifique qui leur a été donné, en particulier par OBERTHÜR, en attendant une indispensable révision. En faisant abstraction de cette multiplication particulière, l'ordre des richesses rejetterait l'Ouest en dernière position et donne au Nord et au Sambirano une place avantageuse. Par contre, l'endémisme générique est assez uniforme.

La répartition régionale des Lézards fait apparaître des traits quelque peu différents.

		Nord	Sud	Ouest	Est	Centre	Sambirano
Genres	Exclusifs	1	6	1	2	0	0
	Non exclusifs	12	15	16	16	5	15
Espèces ...	Exclusives	8	33	11	24	7	3
	Non exclusives .. .	21	30	34	40	20	23

Ce sont le Sud et l'Est dont les faunes sont les plus riches en espèces, puis l'Ouest, ensuite le Nord, et enfin le Sambirano et le Centre.

Le Sud présente un nombre total de genres, et un nombre de genres propres, particulièrement élevé; le Sud et l'Est sont, de même les régions les mieux caractérisées, le Sambirano la moins tranchée L'endémisme dépasse 50 p. 100 dans le Sud, 30 p. 100 dans l'Est, 20 p 100 dans l'Ouest et n'est que de 11 p. 100 au Sambirano.

En regroupant le sud de la région occidentale avec le Sud, l'endémisme de cette dernière région est encore relevé.

Les chiffres d'endémisme ainsi obtenus semblent justifier pleinement l'adoption pour la faune des divisions des botanistes. Ils correspondent d'assez près à ce que PERRIER de la BATHIE avait trouvé pour les plantes, et aucun autre groupement ne donne de résultats aussi marquants, nous l'avons dit.

Tout au plus devons-nous faire des réserves sur le domaine du Nord, complexe et qui, limité à la seule Montagne d'Ambre, serait moins riche mais bien plus tranché, et pour le domaine du Sud,

Source : MNHN, Paris

dont les affinités occidentales sont évidentes. Une étude détaillée de la répartition de la faune dans l'Extrême-Sud amènerait sans doute à en reconsidérer les limites et à en isoler un secteur plus limité, côtier, à endémisme exceptionnel.

Fig 110. *Hevodon montandoni* Fairm.

Mais si les données statistiques font ressortir l'individualité faunistique des divers domaines et régions, l'examen détaillé de la faune de ces différentes zones apporte des renseignements complémentaires non négligeables.

Notons tout d'abord l'isolement et le caractère complexe de la faune de la région hygrophile de la *Montagne d'Ambre*.

Son isolement géographique est très profond, et de récentes récoltes dans l'Analamerana nous ont montré qu'une solution de continuité existait entre la pluvisilva de la forêt d'Ambre et celle de l'ouest de Vohémar En gros, la faune de la Montagne d'Ambre répond à celle de la forêt de l'Est, mais plusieurs éléments s'en écartent : telle la présence du genre *Amauris*, connu des Comores, mais qui, à Madagascar, paraît localisé à l'Ouest, au Nord, et à de très rares localités de l'Est (le Marojejy, Vatomandry). Tel encore

Source : MNHN, Paris

le *Deraulax variicolor* Sign. décrit de la Montagne d'Ambre et qui se retrouve à la Montagne des Français.

D'autres formes ont des affinités étroites avec le massif du Tsaratanàna. Citons par exemple — mais il s'agit d'un cas entre bien d'autres — la présence de *Cymothœ lambertoni* Ob. sur ces deux massifs, et aussi l'extension de formes jaunes de Piérides à la Montagne d'Ambre, au Tsaratanàna et à l'Anjanaharibe dans le massif du Marojejy.

Les relations entre la faune de l'Extrême-Nord et celle des régions voisines peuvent être encore plus complexes.

Un genre peut même voir ses espèces de la Montagne d'Ambre se partager entre le Nord-Ouest et le Sambirano, d'une part, le Centre et l'Est d'autre part (les *Pogonostoma* Klug).

En outre, la spéciation explosive est exceptionnellement marquée à la Montagne d'Ambre et s'oppose à une relative pauvreté de la faune générale. Certes, on a décrit de très nombreuses espèces du massif d'Ambre; mais le fait tient à la position de cette localité, à proximité immédiate de Diégo-Suarez et donc très facile à exploiter, il tient aussi aux longs séjours faits, dans cette dernière ville, par des collecteurs aussi actifs que SICARD ou MELOU; il est dû enfin à ce que, dans une localité aussi favorable, les milieux les plus divers ont été très rapidement explorés.

En réalité cependant, lorsque l'on compare la Montagne d'Ambre à des localités présentant les mêmes avantages, telles Périnet ou Ambodivoangy (Maroantsetra) ou même aux moyennes altitudes du Tsaratanàna, la pauvreté spécifique est très sensible.

Comparons ainsi deux groupes bien tranchés :

	PÉRINET	MONTAGNE D'AMBRE	TSARATANANA
Mantodea	23	8	
Anchomenini	32	17	23 (1)

(1) Ce chiffre ne correspond qu'à une seule prospection de ce massif, nécessairement fragmentaire, alors que la montagne d'Ambre a été minutieusement prospectée

Mais cette pauvreté est compensée en partie par un net polyspécifisme portant sur quelques groupes. Sans raison apparente, des genres montrent localement une considérable pulvérisation. Ainsi les *Nematopeza* Chaud. (*Caraboidea*) y sont représentés par quinze espèces; il est remarquable que celles-ci n'appartiennent qu'à cinq seulement des neuf groupes d'espèces connus du genre

Source : MNHN, Paris

à Madagascar. Une pulvérisation analogue se remarque chez les *Lebia* Latr., etc.

D'autres groupes encore sont aussi variés à la Montagne d'Ambre que dans les localités citées. Ainsi, pour les Pogonostomes, nous obtenons :

Montagne d'Ambre	Périnet	Ambodivoangy
17	15	14

Nous voyons donc que les caractères faunistiques de la Montagne d'Ambre sont simplement suggérés par l'étude de la faune, sans s'imposer de façon absolue, et qu'ils demeurent complexes.

On est tenté de croire que la Montagne, qui doit son humidité atmosphérique à son altitude, et sa relative humidité édaphique à sa géologie, a toujours été isolée et constitue un îlot, à peuplement secondaire et accidentel, dans le secteur Ouest. Ainsi s'expliquerait, dans un contexte de pluvisilva, une faune composite. L'absence apparente de toute relique hygrophile dans la Montagne des Français, ou l'Analamerana, parle dans le même sens et semble s'opposer à un simple peuplement de la Montagne d'Ambre, massif récent, au cours d'une extension pluviale de la pluvisilva sur le Nord, xérophile (1). Les distances à franchir depuis le Tsaratanàna ne sont, au reste, pas très considérables, comme les distances depuis les dernières zones de pluvisilva au sud-ouest de Vohémar, et rendent faciles les passages accidentels.

E. Fischer-Piette reconnaît, nous l'avons vu, dans la distribution des *Tropidophora* Trosch. (Mollusques Prosobranches Cyclostomides), un *district Nord* s'étendant de Nosy Be et du Sambirano (la presqu'île d'Anorotsanga exclue) à Port Leven. En réalité, ce district est très hétérogène et la grande richesse de formes qu'il présente tient d'abord à la variété de biotopes qu'il possède. Fischer-Piette a du reste bien reconnu la présence à Nosy Be d'éléments de l'Est. La plupart de formes du district Nord citées par l'auteur n'occupent pas la Montagne d'Ambre. D'autre part le Nord-Ouest de Nosy Be est à climat bien plus sec que le Sud-Est de l'Ile. On peut, à juste titre, souligner avec Fischer-Piette la richesse de l'extrémité Nord, sèche, de Madagascar, zone bien plus étendue que celle que nous avons retenue ici. Cette richesse tient sans doute en partie à l'extraordinaire compartimentage de ce district, où basaltes, grès et calcaires s'affrontent sur de très faibles surfaces. Mais, en fait, le district Nord, tel que le

(1) Notons cependant que la faune endogée de ces deux localités (en particulier la présence d'*Anillini*) ne permet pas d'exclure totalement l'idée d'une extension ancienne de la pluvisilva.

Source : MNHN, Paris

conçoit l'auteur, ne se retrouve bien caractérisé pour aucun autre groupe zoologique, si l'on en détache la Montagne d'Ambre. Son existence dans le cas des Mollusques peut tenir à ce que l'analyse n'a porté que sur les espèces et non sur les groupes d'espèces. Il faudrait alors admettre que les groupements proposés par E. Fischer-Piette et J. Millot, en 1949, qui font aussi ressortir la localisation de groupes d'espèces (groupes de *T. cuvieriana* Petit de la Saussaye, *T. deshayesiana* Petit de la Saussaye, *T. aspera* Potiez et Michaud) sont basés plus sur des convergences que sur des affinités véritables. Le problème relève des malacologistes et nous ne pouvons le discuter valablement ici.

Si, par ailleurs, on peut reconnaître sur tout l'Ouest, plus la trouée qui isole la Montagne d'Ambre du Tsaratanàna, une faune sensiblement homogène, qui exploite un domaine écologiquement assez uniforme, la séparation d'une zone Sud, très difficile à réaliser en pratique, est cependant indispensable en principe. Toute une série de formes caractérisent l'Extrême-Sud, au sud de l'Onilahy, et sensiblement en bordure de la mer. Cette distribution se limite semble-t-il presque entièrement aux sols calcaires, mais le calcaire se continuant loin au Nord, le facteur édaphique ne doit pas être l'élément déterminant.

De toute façon, l'étroite localisation de quelques formes remarquables (*Belohina* Paul., *Neomnematium* Janss., *Hexodon montandoni* Fairm. (fig. 110), *Ctenosta bastardi* All., divers *Polybothris* Dej.) s'opposant à la plus vaste distribution des espèces du même groupe (*Scarabæus radama* Fairm., les divers *Hexodon* Ol., *Ctenosta* Motsch. et *Polybothris* Dej. doit être soulignée, l'exemple des *Ctenosta* Motsch. (fig. 111), qui oppose une espèce de tout l'Ouest à deux espèces inégalement localisées au Sud, est très typique.

La frontière entre le Sud et l'Est est très marquée et se situe, à quelques kilomètres près, à Ranopiso entre Fort-Dauphin et Amboasary. Brusquement des espèces aussi caractéristiques que *Papilio* (*Pharmacophagus*) *Antenor* Drury et toute une série de Piérides du Sud cessent de voler. Une espèce de Palmier *Neodypsis decaryi* est localisée en quelque sorte sur la frontière. Cette frontière est aussi nette au bord Est de la vallée du Mandrare et de ses affluents où, dans le massif de l'Andohahelo, le passage du Sud à l'Est, et en altitude au Centre, se fait presque sans transitions. Par contre, vers le Centre, le passage est plus graduel et la frontière plus difficile à marquer. Nous limiterons volontiers, tout en sachant ce que ce choix a d'arbitraire et de mouvant, le Sud à la zone peuplée de Didiéracées. Ainsi la frontière passerait-elle à Antanimora par exemple. Vers l'Ouest cette limite excluerait

Source : MNHN, Paris

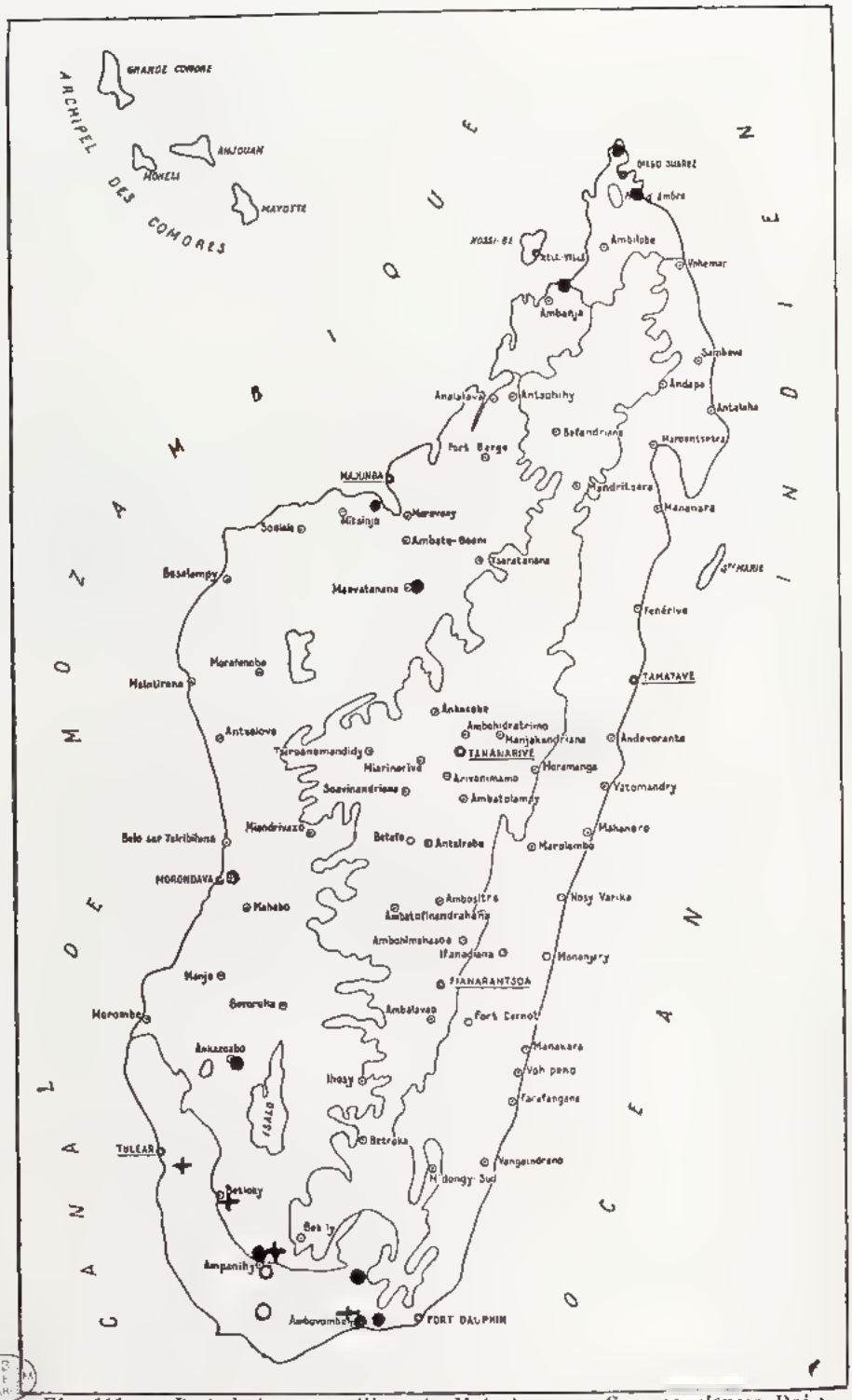


Fig. 111. — Distribution des *Ctenosta* Motsch ... *C. senegalensis* Dej.; ooo *C. bastardi* All.; +++ *C. grandidieri* Maindr.

Source : MNHN, Paris

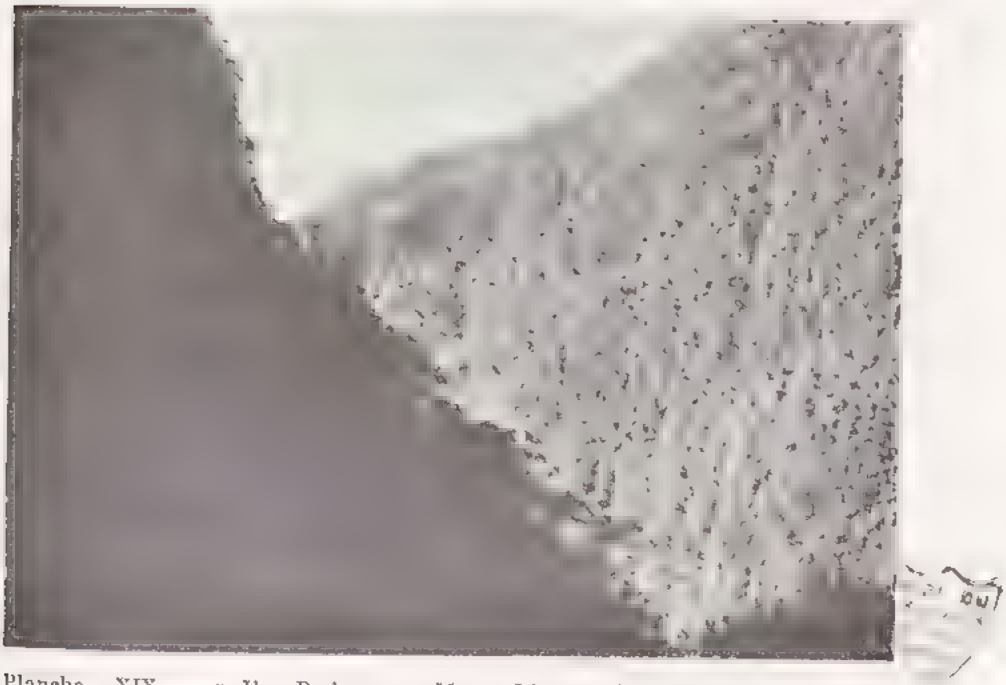


Planche XIX. — *a*. Ile Rodriguez, Mont Limon, à végétation forestière d'*Eugenia;*
b. Ile de la Réunion, un «rempart» couvert de forêt.
(Clichés R.P.)

Source : MNHN, Paris

Betioky du vrai Sud et lui rattacherait une longue bande côtière montant vers le Nord. Comme les Didiéracées ne sont pas strictement liées à un type de sol mais peuplent, avec des espèces différentes, les sables roux, les croûtes calcaires et même les sols argileux, leur emploi comme plante témoin serait acceptable.

La limite entre domaine du Centre et domaine de l'Ouest est encore plus difficile à préciser. H. Humbert, se basant sur la flore, rattache au Centre toute une série de reliefs isolés dans les plaines de l'Ouest. Après beaucoup d'hésitations nous aurons tendance à l'imiter et à considérer que les lambeaux forestiers des pentes du Bongolava (par exemple la forêt Mahajeby près de Beravina à Morafenobe, appartiennent au domaine du Centre. Du moins y retrouverons-nous des espèces absolument caractéristiques du Centre, telle *Capritermes capricornis* Wasm. Mais les infiltrations de l'Ouest sont très sensibles et les Propithèques occidentaux y voisinent avec des Insectes des Plateaux.

La notion même de domaine du Centre ne paraît guère pouvoir être retenue. Ce qui semble exister, c'est un type de forêt d'altitude et, plus bas, la forêt ouverte, à Tapias; à plus basse altitude aussi, une forêt fermée, comme celle d'Ambohitantely (Ankazobe). Il n'en reste plus que de très rares lambeaux. Ces débris de forêt fermée, par leur flore comme par leur faune, se rattachent au domaine de l'Est (1). Et c'est donc bien le domaine de l'Est qui viendrait au contact des domaines du Sud et de l'Ouest. Mais l'immense étendue des prairies anthropiques d'altitude, pratiquement azoïques ou peuplées d'espèces à vaste distribution, a naturellement marqué la pensée géographique des naturalistes et il est bien difficile de les amener à rejeter un domaine qui couvre à lui seul le tiers de l'Ile.

Bien entendu, les limites des aires de distribution actuelle ne sont pas nécessairement anciennes, ni permanentes. Seuls les Mammifères (mais la disparition massive d'espèces au Quaternaire limite étroitement le matériel de comparaison utilisable) et les Mollusques peuvent fournir des documents fossiles et permettre l'analyse de ces mouvements de faune. En dehors de ces formes nous ne connaissons que quelques fragments d'Hydrophilides provenant des tourbes du lac Alaotra et impossibles à identifier avec précision. Les fossiles du Copal étudiés par Meunier ne sont pas datables.

(1) Les récentes recherches dans les forêts du Centre ne cessent de renforcer leur caractère oriental. Citons la découverte du très rare *Xenopirostris polleni* Schleg. en forêt de Tsarafidy au pays Betsileo (G. Andrianasolo, I 1961), alors que l'espèce n'était connu que de Fanovana et de Didy, 800 mètres plus bas.

Source MNHN, Paris

On est tenté de voir des traces des mouvements de flore dans les stations isolées connues, en particulier, pour de nombreuses espèces végétales xérophiles. Tant que l'étude palynologique des tourbes de l'Ile ne sera pas achevée, il est difficile de faire, dans chaque cas, la part des impératifs écologiques actuels et celle des influences climatologiques passées.

Parmi les Mollusques, quelques espèces sont connues pour leur vaste expansion quaternaire

Ainsi *Tropidophora semidecussata volvuloides* Sowerby, actuellement du Sud-Ouest, est connu comme fossile dans une zone bien plus étendue vers l'Est.

T. moulinsii Grateloup, du Nord, s'étendait loin vers le Sud.

Un Mammifère, *Macrotarsomys ingens* F. Petter, qui actuellement occupe la zone forestière décidufoliée de Tsaramandroso à Sakaraha, a été rencontré à l'état de subfossile, dans la grotte d'Ankazoabo près d'Itampolo, en plein bush désertique du Sud.

Ce ne sont malheureusement là que des exemples isolés.

Un point très important à souligner est que nous ne rencontrons que très peu de cas de vicariance caractérisée. Il est très rare que l'on puisse établir des doublets répondant à l'occupation totale ou presque totale de deux domaines.

Ceci peut tenir à l'ignorance relative où nous sommes encore des affinités réelles de la faune malgache. Il semble plutôt que ce phénomène, si tranché en Europe par exemple, n'a pas joué à Madagascar — sauf exception — du fait de l'ampleur de la spéciation et de son caractère incoordonné. Nous y reviendrons plus loin.

Peu d'espèces parmi celles localisées à l'Est ou à l'Ouest, ou même au Sud, occupent tout l'habitat disponible, même compte tenu des limites microclimatiques et écologiques.

Beaucoup d'espèces au contraire se localisent à deux ou trois stations, voire à une seule. Elles peuvent alors appartenir à un groupe bien défini, elles ne constituent pas pour autant le vicariant occidental, ou oriental, d'une autre espèce.

Même lorsqu'une espèce montre une variation régionale, celle-ci est en général irrégulière et imprécise.

Les divers domaines ou régions de distribution de la faune malgache ne diffèrent pas seulement par la présence d'endémiques plus ou moins nombreux et plus ou moins caractéristiques On peut opposer de façon absolue les caractères généraux de la spéciation de la pluvisilva (Est, Centre et Sambirano) à ceux du bush du Sud, et à un moindre degré à celle de la forêt caducifoliée de l'Ouest

Source : MNHN, Paris

Dans la pluvisilva, la spéciation, exceptionnellement intense, s'exerce à l'intérieur d'un cadre générique assez étroit; l'indice de richesse spécifique est très élevé. D'autre part les espèces elles-mêmes montrent une intense variation subspécifique ou variétale.

Toute autre est la situation dans le bush du Sud et même dans l'Ouest. Là, les genres ne sont représentés chacun que par relativement peu d'espèces, mais le nombre de genres est proportionnellement bien plus élevé La variation intraspécifique paraît très faible. Reprenant les chiffres donnés plus haut, nous obtenons :

Groupe	Indice de richesse spécifique	
	Sud	Est
Caraboidea	1,8	3,5
Rhopalocères	1,8	2,3
Lézards	3	6,5

Pour d'autres groupes, à la vérité moins complètement étudiés et que, par suite, nous n'avons pas voulu prendre comme exemples, tels les Ténébrionides ou les Curculionides, l'opposition serait encore plus tranchée que pour les trois cas retenus ici.

L'interprétation de ce fait n'est pas aisée. On peut sans doute admettre que les conditions physiques du Sud-Ouest sont défavorables, par l'intense concurrence vitale qui s'y exerce et que seuls des isolats si marqués qu'ils sont en général parvenus au stade générique ont quelque chance de survivre. Ceci suppose que la concurrence entre formes voisines est d'autant plus forte, ou peut-être d'autant plus totale (s'appliquant à tous les stades et tous les actes) que ces formes sont plus proches, ce qui n'est pas l'avis de certains auteurs, tels que CHAPIN. Au niveau de séparation générique, la concurrence aurait perdu beaucoup de son intensité ou de sa généralité.

On peut aussi supposer que la faune du Sud-Ouest correspond à une faune plus ancienne que celle de l'Est; ceci serait confirmé par la présence de formes archaïques localisées au Sud-Ouest

Mais la spéciation est très importante, par exemple parmi les Ténébrionides, dans le désert sud-africain du Namib, dont l'ancienneté est considérée comme très grande. Et l'on voit mal pourquoi le bush du Sud serait moins favorable à la vie que ne le sont les dunes du Sud-Ouest africain.

Source : MNHN, Paris

En tout cas il faut souligner que l'isolement des formes du Sud est souvent très poussé, donnant à cette faune une particulière originalité.

Signalons aussi le nanisme de certaines formes du Sud, tels les Lépidoptères *Antherina suraka* Boisd. (75 mm d'envergure au sud de l'Onilahy contre 100 à 120 mm dans le Centre et l'Est), *Ceridia stuckenbergi* Griveaud, etc.

L'on serait tenté d'attribuer ce nanisme aux difficiles conditions écologiques du bush xérophytique, s'il ne se retrouvait pour un Saturnide de l'île Sainte-Marie, *Syntherata leporina* Ob. (80 mm d'envergure à Sainte-Marie, 90 à 100 mm sur la côte en face), ce qui évoque plutôt l'existence de populations génétiquement de petite taille.

Cet isolement de la faune du Sud est, dans certains cas, renforcé par l'isolement botanique, les especes phytophages vivant sur des plantes endémiques et spéciales du Sud (tel est le cas, nous l'avons dit, des genres endémiques de Cochenilles vivant sur Euphorbes coralliformes). Mais il se retrouve aussi pour des espèces non phytophages et n'est donc pas lié à la répartition des plantes hôtes.

FAUNE MONTAGNARDE

Humbert (1952) a, pour la première fois, parlé d'un élément botanique malgache caractéristique des hautes montagnes. Avant lui, Perrier de la Bathie avait au contraire souligné l'hétérogénéité de la flore des sommets et le fait qu'elle dérivait essentiellement de celle des niveaux inférieurs par néoévolution, sur place. Il avait souligné les profondes dissemblances entre flores de l'Ankaratra, de l'Andringitra et du Tsaratanàna.

La faune que l'on peut qualifier de montagnarde se présente à Madagascar sous quatre aspects différents :

a Des formes à répartition générale orophile, présentes sur l'une ou l'autre des hautes montagnes malgaches.

Nous savons qu'il existe une flore orophile africaine dont certains éléments se retrouvent à Madagascar. Récemment Mme Tardieu-Blot en citait deux particulièrement marquants (1) : *Asplenium kässneri* Hier. : du Ruwenzori (entre 3.400 et 3.500 mètres), du Karisimbi et du Muhavura (entre 2.650 et 3.600 mètres), enfin du Tsaratanàna, entre 1 800 et 2.500 mètres; *A. prægracile* Hier. : du Kilimandjaro et du Tsaratanàna. L'auteur souligne le décalage altitudinal qu'elle attribue au décalage en latitude. Il peut être utile

(1) *Bull. Soc. Bot. France*, 103, 1956, p. 470.

Source : MNHN, Paris

de rappeler ici que l'altitude relative joue un rôle peut-être aussi grand que l'altitude absolue; PAULIAN et GÉZI ont déjà signalé le fait en comparant la végétation du Mont Cameroun et celle du piton isolé du N'lonako près de N'kongsamba au Cameroun.

D'autre part l'influence de l'altitude est d'autant plus sensible que la montagne considérée est sur une île, surtout si celle-ci est de petites dimensions un relief presque insensible en région continentale deviendra très important au point de vue peuplement s'il se situe sur une petite île (1).

A Madagascar le rôle de l'altitude relative paraît étonnamment marquée.

C'est ainsi que la forêt d'Ambatofitorahana, vers 1.800-2.000 mètres d'altitude, ne possède que quelques éléments en commun avec la forêt d'Ambahona de l'Ankaratra à 2.000 mètres et celle de l'Andringitra aux mêmes altitudes Plusieurs éléments orophiles y font défaut. Tout se passe comme si cette première forêt, située dans une vaste zone de Hauts-Plateaux, d'altitude sensiblement équivalente, ne constituait pas une ambiance montagnarde au même titre que les autres, perchées sur des reliefs accidentés.

Par contre le Marojejy, avec seulement 2.000 mètres d'altitude, est aussi nettement montagnard que le Tsaratanàna avec 2.800 mètres, bien que situé sous la même latitude. Tous deux se présentent comme des pitons isolés.

Le domaine montagnard malgache est caractérisé par un trait biologique remarquable.

Alors qu'en basse et moyenne altitude les stations forestières seules montrent une faune bien caractérisée, riche en endémiques et sujette à active spéciation, les zones herbeuses culminales du Tsaratanàna, mais surtout de l'Ankaratra, de l'Andringitra et de l'Andohahelo, possèdent une faune riche, bien diversifiée et à nombreux vicariants. Sur l'Andringitra la chose est explicable par la présence dans les prairies d'altitude de restes de la végétation éricoïde primitive. Mais cette végétation a totalement disparu de l'Ankaratra, où la faune est pourtant particulièrement riche.

Ceci permet de se demander si, sur les plus hauts sommets, où le rôle destructeur de l'homme est, malgré tout, limité, la prairie ne constitue pas, au même titre que la végétation éricoïde ou la forêt à Mousses et Lichens, une formation naturelle. On peut se

(1) On peut expliquer ce rôle de l'altitude relative, qui caractérise les zones tropicales, en rappelant que le climat local est fortement influencé par l'échauffement diurne du sol et que celui-ci est incomparablement plus important sur un massif étendu que sur un piton isolé.

Source MNHN, Paris

poser la même question en étudiant les prairies d'altitude du Piton des Neiges de la Réunion où il est douteux qu'une formation forestière ait jamais existé pour être détruite par l'homme. Mais ce dernier massif montre une faune d'altitude extrêmement pauvre.

On ne peut, en effet, se borner à invoquer l'intense humidité des prairies altitudinales pour expliquer la survie de la faune, car celle-ci comporte des éléments, comme les *Asidini*, qui ne sont en rien forestiers ou spécialement hygrophiles.

Un certain nombre d'éléments faunistiques malgaches appartiennent à un type de répartition orophile qui embrasse l'Afrique

Citons parmi les Géométrides un petit groupe très isolé d'*Eupithecia* Curtis réunissant *E. thomasina* Prt. de Sao Thomé, *E. dohertyi* Prt. du Mt. Cameroun, du Ruwenzori et d'autres sommets d'Afrique Orientale, *E. pauliani* Hrblt. de l'Andohahelo.

Aussi remarquable est le développement à Madagascar, et en Afrique, d'une série de *Larentiinæ* montagnards.

Citons aussi le genre *Plocamotrechus* Jeann. (Carabique) localisé en altitude au Tsaratanàna, de même le genre *Homalium* Agass. (Staphylinide) en altitude au Tsaratanàna (Jarrigf *in litt.*), qui ne se retrouve qu'au Kenya mais qui, puisqu'il existe en région holarctique, se rattache peut-être au dernier type de distribution montagnarde que nous verrons plus loin;

b. Des espèces affines ou identiques présentes sur plusieurs sommets malgaches à la fois.

Parmi les Géométrides, deux espèces, *Eupithecia vesiculata* Hrblt. et *Piercia mettei* Hrblt. sont connues dans l'Ankaratra, à 1.700 mètres en forêt d'Ambahona, et de l'Andohahelo à 1 800 mètres.

L'Arctiide *Spilarctia luteoradians* Toulgoët est localisé à l'Ankaratra et à l'Andringitra.

Parmi les Carabiques, le genre *Agonorites* Jeann. est connu uniquement de stations d'altitude du Tsaratanàna, de l'Ankaratra et de l'Andringitra.

Le genre de Diptères aptères *Ocellusia* Séguy (*Cypselidæ*) est connu seulement du sommet de l'Ankaratra et de l'Andohahelo;

c. Un autre élément paraît caractériser aussi, à Madagascar, le domaine montagnard.

Il s'agit de groupes, de genres ou d'espèces, d'origine holarctique, localisés à Madagascar dans les régions tropicales et ne s'y rencontrant qu'en altitude.

Seyrig, se basant sur les Hyménoptères Ichneumonides malgaches, signalait plusieurs genres de très petite taille qui,

Source : MNHN, Paris

bien connus de la région paléarctique ou holactique, se retrouvaient, en quelques espèces isolées, sur les montagnes du centre de Madagascar.

Une espèce de Tipulide : *Limonia* (*Dicranomyia*) *memnon* Alexander dont les proches parents ne sont connus que de la région holarctique, et qui est localisée elle aussi dans l'Ankaratra, peut prendre place près des espèces d'Hyménoptères citées par SEYRIG.

A ce type de répartition se rattache sans doute celui du genre *Semidalis* End. des *Coniopterygidæ*. Localisé en altitude tant à Madagascar et à la Réunion qu'en Afrique Orientale, c'est par ailleurs, lui aussi, un genre paléarctique typique.

Soulignons que la faune montagnarde est encore mal connue et que les éléments considérés jusqu'ici comme spéciaux à un sommet (*Pachyferonia* Jeann du Tsaratanàna, *Neseremnus* Marsh. triangulaires de l'Andringitra, épineux du Marojejy [1], etc.) se retrouveront peut-être sur d'autres massifs. On ne peut pour l'instant y voir que des endémiques stricts d'un massif.

Notons enfin qu'il ne faut pas confondre les éléments de «haute montagne» avec la longue série de formes sylvicoles qui sont, de par la répartition de leur habitat, normalement orophiles. A Madagascar, plus qu'ailleurs, la limite entre haute montagne et faune forestière est difficile à tracer du fait de l'extension des chaînes montagneuses et de la rareté dans un ensemble à relief très tourmenté — de sommets bien isolés;

d. Il existe enfin des espèces ou des genres à vaste répartition, détachant en montagne des sous-espèces ou des espèces isolées.

Ces vicariants présentent parfois des phénomènes de convergence ou d'identité sur plusieurs massifs.

Dans ce groupe, les Oiseaux, dont l'analyse taxonomique est particulièrement poussée, fournissent les meilleurs exemples. Ainsi, *Saxicola torquata* M Edw et Grand. montre au Tsaratanàna en altitude une sous-espèce caractérisée par son mélanisme (subsp. *tsaratananæ* Milon); la sous-espèce de l'Ankaratra est par contre remarquable par sa grande taille.

Newtonia brunneicauda (Newton), répandue dans toute l'Ile, montre une sous-espèce de l'Ankaratra (*monticola* Salom.) caractérisée par la grande longueur d'aile et la coloration foncée.

---

(1) Les *Neseremnus* Marsh. du Marojejy, à élytres épineux, viennent d'être retrouvés à l'Anjanaharibe, à 50 kilomètres à l'ouest de ce premier massif.

Source MNHN, Paris

OPPOSITION ENTRE FAUNE DE PRAIRIE ET FAUNE DE FORÊT

Nous avons indiqué plus haut que le rattachement du domaine du Centre à la région orientale était imposé par les caractères faunistiques de quelques rares lambeaux forestiers, seuls restes de la végétation climacique. La plus grande partie du Centre et des fractions de plus en plus importantes des autres domaines) est occupée pourtant par des formations ouvertes, faciès de dégradation de type secondaire.

Du point de vue biogéographique, nous sommes justifiés à considérer ces zones comme absolument sans intérêt.

En effet, depuis Perrier de la Bathie et Humbert qui, les premiers, ont souligné l'extrême pauvreté floristique des formations de prairie et leur grande monotonie, les zoologistes ont confirmé ces conclusions et plusieurs auteurs, comme Jeannel et Fischer-Piette, ont été jusqu'à parler du caractère azoïque de ces formations pour certains groupes zoologiques.

La pauvreté en espèces animales des prairies, dont pour le phytosociologue le caractère secondaire, et dégradé, est évident, tient à des causes historiques et nous paraît renforcé par des causes fortuites.

Les premières sont liées à l'histoire même de la faune malgache. Pénétrant, à l'origine, dans un espace biologique forestier, les espèces subissaient un véritable filtrage biologique. Seules celles qui étaient aptes à supporter cette ambiance sylvatique pouvaient s'établir. Elles avaient donc peu de chances d'être en mesure de coloniser, par la suite, des formations ouvertes secondaires lorsque celles-ci apparaissaient. Seuls les immigrants très tardifs, parvenus à Madagascar alors que des formations ouvertes étaient déjà développées, ont pu les occuper efficacement. Et de fait, en dehors même de leur faible diversification, les espèces de prairie montrent statistiquement un endémisme très limité et comprennent plus de types afro-malgaches que les formations fermées n'en renferment.

Mais, en outre, les formations ouvertes sont peu favorables, par elles-mêmes, à la vie d'une faune diversifiée. Et ceci parce que :

a. Le petit nombre des espèces végétales en présence, et leur répartition en général très étendue, limite les possibilités de spéciation par adaptation à des plantes hôtes particulières et dont la localisation entraîne l'adaptation de l'hôte à un microclimat spécialisé;

Source : MNHN, Paris

b. Ces formations ouvertes sont soumises à l'action des feux courants. Or, ceux-ci ont une action complexe, mais toujours défavorable à la faune :

1° Le passage du feu peut, dans une mesure cependant limitée, entraîner la destruction des stades immobiles, et parfois même des stades mobiles, de nombreuses espèces;

2° La chaleur dégagée par le feu courant, bien que ne dépassant pas 45° à la surface du sol, peut détruire certaines formes souterraines particulièrement fragiles;

3° La dénudation du sol, par le feu, le soumet à l'action directe du soleil. D'après MOUREAUX, aux environs de Tananarive, la comparaison entre deux sols, l'un brûlé et l'autre non, nous donne les températures suivantes :

Niveau	Sol non brûlé température	Sol brûlé température
Surface	40°	56°
2,5 cm	30°	35°
5 cm	26°,5	29°,5

Cette élévation de température est néfaste pour la mésofaune qui, dans les sols malgaches, occupe surtout les horizons supérieurs, donc les plus atteints; cette localisation étant sans doute en rapport avec la faible profondeur des sols humiques;

4° La dénudation entraîne une très forte érosion qui, enlevant la couche humifère supérieure et provoquant de violents ruissellements, est néfaste à la mésofaune, à la fois par destruction directe et par suppression de la couche favorable à la vie.

Quoi qu'il en soit du rôle relatif de ces divers facteurs, les formations ouvertes à Madagascar n'ont qu'une faune réduite, banale, à endémisme peu poussé.

LES RÉPARTITIONS DISCONTINUES

La déforestation rapide et récente de Madagascar a multiplié le nombre de stations isolées et, par voie de conséquence directe, les espèces à répartition discontinue. Mais quelques cas présentent, par leur ampleur, un tout autre intérêt, ne pouvant s'interpréter comme les simples conséquences du déboisement.

Source : MNHN, Paris

Le plus typique sans doute est celui de *Cymothœ lambertoni* Ob., Nymphalide propre à la Montagne d'Ambre et au Tsaratanàna, qui est représentée par une forme spéciale, *lux* Le Cerf, dans le Sud-Est, au niveau de Midongy-du-Sud. Plus de 1 200 kilomètres de zone forestière élevée séparent ces deux stations et beaucoup d'espèces qui occupent cette forêt de la falaise de bout en bout montrent que le passage est possible. L'isolement des deux colonies de *Cymothœ* Huebn aux deux extrémités de l'Ile, qui se retrouve dans divers autres groupes, est donc remarquable (1); d'autant plus remarquable que les *Cymothœ* Huebn. sont des formes typiquement d'origine africaine et que la présence d'une seule espèce du genre à Madagascar était déjà surprenante.

Nous pouvons y rattacher la présence à Midongy-du Sud de *Neptis decaryi* Lecerf, dont les proches parents sont comoriens; l'espace entre ces deux localités étant occupé par de toutes autres espèces du même genre.

Un autre exemple frappant nous est fourni par le *Cichlidæ Ptychochromis betsileanus* Pellegrin, qui n'est connu que de deux localités largement disjointes, le lac Itasy et les environs d'Ambalavao au sud de Fianarantsoa. Notons qu'il s'agit là d'une espèce à exigences écologiques très précises et qui supporte mal les transports accidentels.

(1) La forme type de l'espèce vient d'être capturée à Rogez, dans le Centre-Est, comblant en partie cette lacune dans la distribution.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

LA SPECIATION INSULAIRE

Considérations générales

L'analyse de la faune de la région malgache fait apparaître, nous venons de le voir, un nombre élevé d'unités taxonomiques (sous-espèces, espèces et genres) endémiques. A une simple vicariance afro ou indo-malgache donnant naissance à une paire de formes à localisations complémentaires, s'ajoute une intense multiplication de ces unités dans les limites géographiques de la Grande Ile. C'est à ce dernier processus que nous réserverons ici, pour la clarté de l'exposé, le terme de spéciation.

L'endémisme à Madagascar a donné naissance à des formes dont la signification et la répartition peuvent prendre des aspects très divers

Il convient tout d'abord de faire la distinction classique entre les *mégaendémiques*, c'est-à dire des tribus, des genres ou des espèces isolés, endémiques, n'ayant pas de formes parentes connues; et les *microendémiques* qui ne dépassent qu'à peine le niveau des éléments d'un Rassenkreis bien caractérisé, et font partie d'un groupe de formes affines parmi lesquelles il est, théoriquement au moins, aisé de trouver la forme ancestrale.

a. Les mégaendémiques. — Fréquemment ces endémiques associent à un isolement taxonomique poussé, une localisation très étroite.

Ainsi le genre monotypique *Belohina* Paul, type d'une sous-famille spéciale, n'est connu que d'une station de l'Extrême-Sud, comme le genre monotypique *Neomnematium* Janss., le genre monotypique *Madateuchus* Paul. à la forêt de l'Ankarafantsika, les Scaritides endogées à l'Andringitra, d'autre au pic d'Ivohibe.

Nous pourrions multiplier ces exemples. Certains sont encore plus typiques; des mégaendémiques peuvent être connus d'îlots minuscules En dehors des Boïdés de l'île Ronde, nous pouvons citer *Pulposipes herculeanus* Solier de l'île Frégate des Séchelles.

Source : MNHN, Paris

On retrouve une localisation très stricte pour des mégaendémiques moins isolés, mais encore très tranchés. Tel le *Ctenosta bastardi* All. propre au pays mahafaly, l'*Herodon montandoni* Fairm. de la même petite région, un *Pyrops* Spin. nain encore inédit de la même région encore; *Mylothris splendens* Le Cerf du Sambirano et de l'Anjanaharibe (Andapa).

Parfois les mégaendémiques ont une très vaste distribution à travers toute une zone écologique (*Scarabeus radama* Fairm.), voire à travers plusieurs zones écologiques différentes (*Hypolimnas derithea* Hew. de la falaise orientale et des calcaires de l'Antsingy, *Pyrops madagascariensis* Stal de toute l'Ile, sauf le désert méridional).

Enfin quelques mégaendémiques ont une distribution profondément discontinue. Ainsi *Cymothæ lambertoni* Ob., déjà cité, de la Montagne d'Ambre et de Midongy-du-Sud : en forêt dense humide dans les deux cas, mais presque aux deux extrémités de l'Ile.

D'autres mégaendémiques, au niveau générique ou tribal, ne constituent plus des unités isolées mais montrent, dans l'Ile, une diversification en longues séries d'espèces. Cette diversification est au reste très inégalement poussée; citons les genres *Nesolestes* Selys, *Euchroea* Burm., *Lonchotus* Burm., *Herodon* Ol., et tant d'autres genres endémiques. Il en va de même des tribus endémiques des *Aulonocnemini* et des *Epilissini* (1), de même encore des *Dalpadini* ou des *Colpodini*, très riches en genres et *a fortiori* en espèces endémiques.

Au-dessus du niveau des genres, l'endémisme malgache paraît fort peu développé. Il est possible semble-t-il d'énumérer de façon presque complète les coupes subfamiliales ou familiales propres à la Grande Ile.

Nous obtenons la liste suivante :

Mammifères : *Nesomyinæ* (2), *Lemuridæ*, *Indrisidæ*, *Daubentoniidæ*, *Centetinæ*, *Oryzoryctinæ*, *Galidictinæ*, *Euplerinæ*, *Cryptoproctinæ*, *Myzopodidæ*.

Oiseaux : *Philepittidæ*, *Vangidæ*, *Mesœnatidæ*, *Brachypteraciidæ*, *Leptosomatidæ*, *Eurycerotidæ*, *Hypositidæ*.

Reptiles et batraciens : *Uroplatinæ*.

Poissons : néant.

(1) En réalité, chacune de ces deux tribus présente un ou deux représentants africains. On peut cependant, pour la commodité de l'exposé, les considérer comme mégaendémiques.

(2) La valeur de cette sous-famille est discutée et d'excellents auteurs n'y voient qu'un groupe artificiel basé sur la convergence

Source MNHN, Paris

MOLLUSQUES : néant.

INSECTES : *Scarabæidæ Belohininæ*, Symphytes *Athetocephinæ*, *Platypodidæ Platypicerinæ*.

Un nombre relativement plus élevé de tribus, dont certaines numériquement importantes, sont des endémiques malgaches.

Citons parmi les Insectes les *Antakaspidini* Mamel, les *Platyjassini* Evans, les *Callohispini* Uhman.

Il est très important de souligner ici que la spéciation est presque toujours très faible, pratiquement nulle, dans les familles ou les sous-familles malgaches endémiques. A cette spéciation faible, s'oppose parfois de façon brutale la spéciation dans les genres endémiques Et nous pouvons noter ici que la spéciation est, en règle générale, plus faible dans les genres non endémiques que dans les genres endémiques. Tout se passe comme si la spéciation accentuée correspondait en gros, dans l'histoire des lignées, au temps nécessaire pour donner naissance à des genres endémiques. En revanche, le temps nécessaire pour former des sous-familles ou des familles endémiques correspondrait au temps de disparition de la plupart des espèces du rameau.

Une place à part doit être faite à la variation subspécifique qui est souvent très forte à l'intérieur d'espèces isolées (*Paratilapia polleni* Bleeker).

On ne saurait généraliser de façon absolue cependant car les *Phœnicobatina* des Séchelles, tout comme les *Proterrhinidæ* des Hawaï, montrent une spéciation explosive typique, malgré l'isolement accentué du groupe tout entier.

b. LES MICROENDÉMIQUES. — Ceux-ci qui se situent au niveau spécifique ou subspécifique, sont, bien entendu, incomparablement plus nombreux que les mégaendémiques

C'est pour eux que l'analyse de la spéciation offre le plus de possibilités et présente le plus d'intérêt, et ils fourniront le matériel de base de l'analyse qui va suivre.

Au lieu de distinguer les endémiques selon le degré de leur isolement apparent, on peut tenter de les séparer en catégories fondées sur l'ancienneté de cet isolement; bien que parfois superposables, ces deux classifications peuvent différer sensiblement.

L'endémisme à Madagascar, comme partout ailleurs, oppose le *paléoendémisme*, par conservation de reliques, et le *néoendémisme* par spécialisations secondaires. Les deux catégories peuvent théoriquement se retrouver à tous les échelons taxonomiques, de l'espèce à la famille.

Source : MNHN, Paris

Les Mammifères malgaches endémiques sont tous des paléoendémiques, sauf le *Potamochœrus larvatus* F. Cuvier à affinités africaines étroites (1).

Parmi les Oiseaux, on rencontre essentiellement des paléoendémiques (à l'échelon familial ou générique). Cependant certaines espèces africaines (Pintade, Huppe, etc.), ont des sous-espèces malgaches qui font figure de néoendémiques.

Parmi les Insectes, les paléoendémiques s'avèrent nombreux, mais inégalement répandus selon les ordres. Ainsi, les Rhopalocères ne paraissent en renfermer que fort peu : *Euxanthe* Hubn., *Smerina* Hew. En revanche parmi les Coléoptères Scarabéides on en compte souvent, mais associés à des néoendémiques. En nous limitant aux *Scarabæidæ Laparosticti* nous voyons que *Belohina* Paul., *Madateuchus* Paul., *Neomnematium* Janss., les Canthonides, *Helictopleurus* d'Orb., *Enodognathus* Bend., *Dialytoderus* Kosh sont des paléoendémiques, par la conservation de caractères primitifs, associés en général à des hypertélies. D'autres genres du même groupe : *Triodontus* Westw., *Pseudorphnus* Bend., semblent des néoendémiques, simples vicariants de types connus ailleurs.

Nous venons de distinguer plusieurs catégories d'endémiques selon l'ampleur de leur isolement ou l'ancienneté de leur apparition. On peut aussi tenter de classer les endémiques selon les mécanismes qui leur ont donné naissance, selon un ordre génétique en somme.

Il ne faut tout d'abord pas oublier que si, à Madagascar, la spéciation paraît revêtir une exceptionnelle importance, du moins le phénomène est-il bien connu et a-t-il été longuement étudié en d'autres régions. De ces études on a tiré jusqu'ici un certain nombre de principes et de lois d'importance capitale pour l'étude de la formation des espèces et de l'évolution. Nous nous limiterons ici à l'analyse des divers types de spéciation que l'examen de la faune malgache permet de mettre en évidence. Nous laisserons délibérément de côté le détail des mécanismes génétiques théoriques ou pratiques qui sous-tendent les manifestations observées. Cette analyse a été entreprise, en particulier par les auteurs anglo-saxons, sous le double angle de la statistique et de la génétique mendélienne; les conclusions, parfois en partie contradictoires et toujours largement hypothétiques, auxquels ils arrivent n'apportent au propos actuel que peu d'éléments de certitude. Tout au plus

(1) Il paraît difficile de ne pas considérer le Potamochère malgache comme introduit à l'origine par l'homme, sans doute dans ce cortège de plantes et d'animaux (Pintade, Sorgho, *Phœnix reclinata*, Jujubier, etc.) qui entourait une population au stade de la cueillette ou de la culture itinérante.

Source : MNHN, Paris

pouvons-nous retenir que la spéciation n'est possible que si, sous une forme ou sous une autre, les mutants s'isolent de la souche et que seules les mutations s'observant avec une certaine fréquence peuvent parvenir à donner de nouvelles entités stables (1); par contre, tous les auteurs, s'ils diffèrent sur l'interprétation des mécanismes, reconnaissent l'existence du phénomène.

Rappelons que l'on a coutume de reconnaître :

Une simple *vicariance* : de chaque côte d'une frontière physique (topographique, climatique ou écologique) ou historique, une forme est représentée par deux sous-espèces ou deux espèces qui s'excluent mutuellement;

Des *clines*; au long d'un axe géographique marqué par la variation continue d'un facteur physique : température, humidité, éclairement, altitude, une espèce ou un genre est représenté par une série de formes dont la variation morphologique est parallèle à celle du facteur physique considéré. C'est ainsi que la taille de l'espèce croît régulièrement, sa coloration s'éclaircit, sa sculpture s'approfondit au long de l'axe géographique considéré. Les clines peuvent avoir un déroulement semblable pour plusieurs espèces ou plusieurs genres non apparentés, être en somme parallèles, ce qui permet de proposer des lois de la variation en fonction du milieu De nombreuses lois de la variation avec l'altitude, la latitude, l'humidité, la température, ont été proposées. En règle générale chacune d'entre elles ne s'applique cependant qu'à un groupe donné;

Des *clades*, sur une aire géographique donnée, une forme présente une variation intense et désordonnée qui peut parfois prendre une forme explosive.

Il est d'autre part très généralement admis que deux espèces congénériques ne peuvent coexister si elles ont même écologie. La non-existence d'espèces sympatriques est jusqu'ici un principe unanimement admis Dans les rares cas où l'on a dû se rendre à l'évidence et accepter la coexistence d'espèces étroitement affines, et à même écologie, on a fait appel à des explications complexes faisant intervenir l'isolement temporaire de l'aire occupée actuellement par des formes sympatriques suivie d'une réinvasion par la forme souche après que l'isolat ait eu le temps de se différencier et d'acquérir une stabilité génétique suffisante On a été jusqu'à admettre la répétition multiple de ce phénomène.

(1) Rensch, résumant l'opinion des biostasticiens, précise qu'une mutation présentant un avantage de sélection de 1 % peut, en quelques centaines de générations, atteindre, à partir d'une population peu importante, une fréquence appréciable, de l'ordre de 1 %.

Source : MNHN, Paris

On s'est aussi appliqué à trouver entre espèces sympatriques des différences écologiques qui rendraient compte de leur coexistence

Benson, dans une étude sur l'avifaune des Comores, paraît ainsi considérer que de faibles différences dans la taille du bec de deux espèces sympatriques de *Microscellis* Gray, suggérant des régimes alimentaires différents, pouvaient rendre compte de leur identique répartition.

Notons avant d'aller plus loin que des réserves doivent être faites quant à la valeur des trois groupes de spéciation reconnus, la régularité des clines, le désordre des clades peuvent n'être qu'apparents, en rapport avec des caractères extérieurs, mais en fait sans liens avec les caractères génétiques vrais. Par ailleurs la simple vicariance peut grouper des cas très différents et n'être parfois que la première manifestation d'un cline ou d'un clade, ou au contraire que la forme ultime, stabilisée ou même sénescente, d'un cline ou d'un clade.

Dans ce qui suit nous allons étudier, pour la région malgache .

a. Les types de spéciation que l'on peut reconnaître;

b. Les facteurs de la spéciation à Madagascar Et nous devrons examiner successivement le facteur temps; le rôle de l'isolement; la réalité du sympatrisme et ses explications, le rôle joué par la spéciation dans la construction de la faune malgache et sa valeur explicative en biogéographie.

Les divers types de spéciation à Madagascar

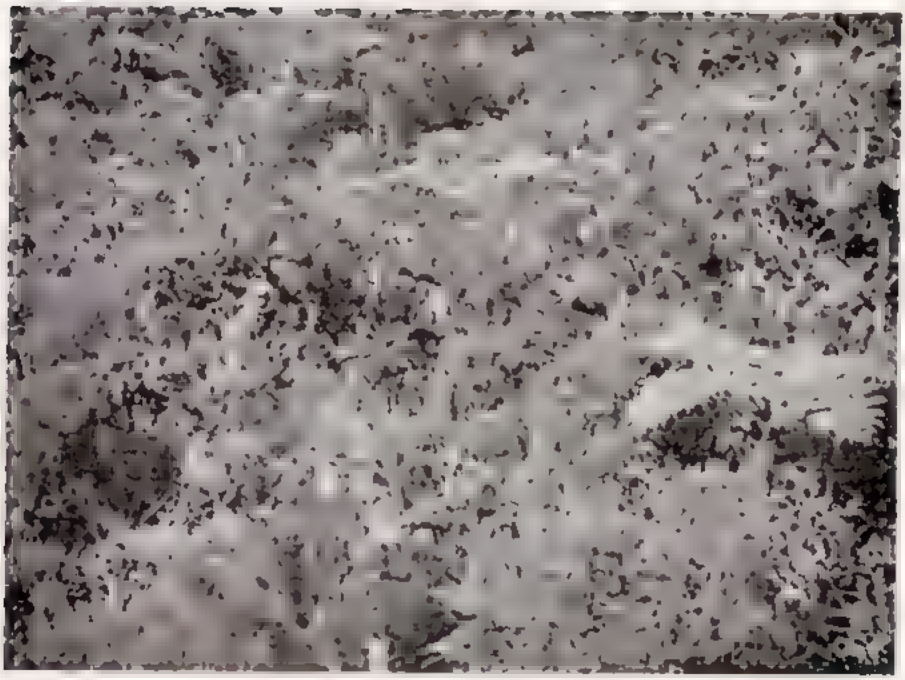
1. La simple vicariance

Celle-ci est très répandue à Madagascar, et peut se rattacher à deux systèmes différents :

a. *L'opposition Est-Ouest.* Les botanistes ont bien établi la division de Madagascar en deux grandes zones · au vent et sous le vent, caractérisées par des régimes climatiques et botaniques différents Perrier de la Bathie et Humbert, en définissant ces zones, ont montré l'ampleur de la vicariance qui s'y manifeste. L'opposition se retrouve dans la pédologie de l'Ile. On peut aussi la constater mais très diminuée, dans la faune. En fait peu de couples vicariants ont été reconnus jusqu'ici et certains de ceux-ci établis chez les Vertébrés supérieurs - ne sont pas à l'abri de toute discussion. Nous ne citerons ici que quelques exemples qui permettront de montrer que si la vicariance Est-Ouest est peu répandue parmi les animaux, du moins s'observe-t-elle dans les groupes très différents

Source · MNHN, Paris

a



b

Planche XX. — Ile de la Réunion: *a*. Forêt de la Plaine des Palmistes; *b*. Reliefs volcaniques érodés à Hellbourg.

(Cliché L. P.)

Source : MNHN, Paris

Citons parmi les exemples les plus typiques :

Potamochœrus larvatus F. Cuvier de l'Ouest, représenté dans le Centre et l'Est par *Potamochœrus larvatus hova* Lönnb ; *Avahis laniger* (Gmelin) de l'Est, avec une forme du Nord-Ouest, *occidentalis* Lorentz.

Pogonostoma cyanescens cyanescens Klug, de l'Est, s'oppose aux trois formes *simplex* Horn, *simile* Jeann. et *viridipenne* Jeann. qui se succèdent de Soalala à Maromandia.

Pogonostoma cœruleum cœruleum Cast (fig. 112) de la Montagne d'Ambre, de l'Est et du Centre a une forme *cupripenne* Lesne de l'Ouest.

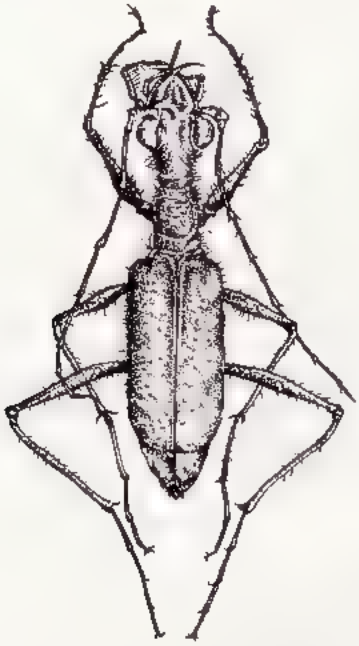


Fig. 112. — *Pogonostoma cœruleum* Cast.

Les trois *Coua* Schinz, *cœrulea* L., *cristata* L. et *verreauxi* Grand (fig. 113) montrent une vicariance écologique mais non plus taxonomique, les parentés entre les espèces étant lointaines.

Le fait que beaucoup de ces couples paraissent se limiter au niveau subspécifique ne doit pas être considéré comme important. La taxonomie de la faune malgache laisse mal apparaître en effet les doublets au niveau spécifique, par suite du foisonnement spécifique très marqué.

Source : MNHN, Paris

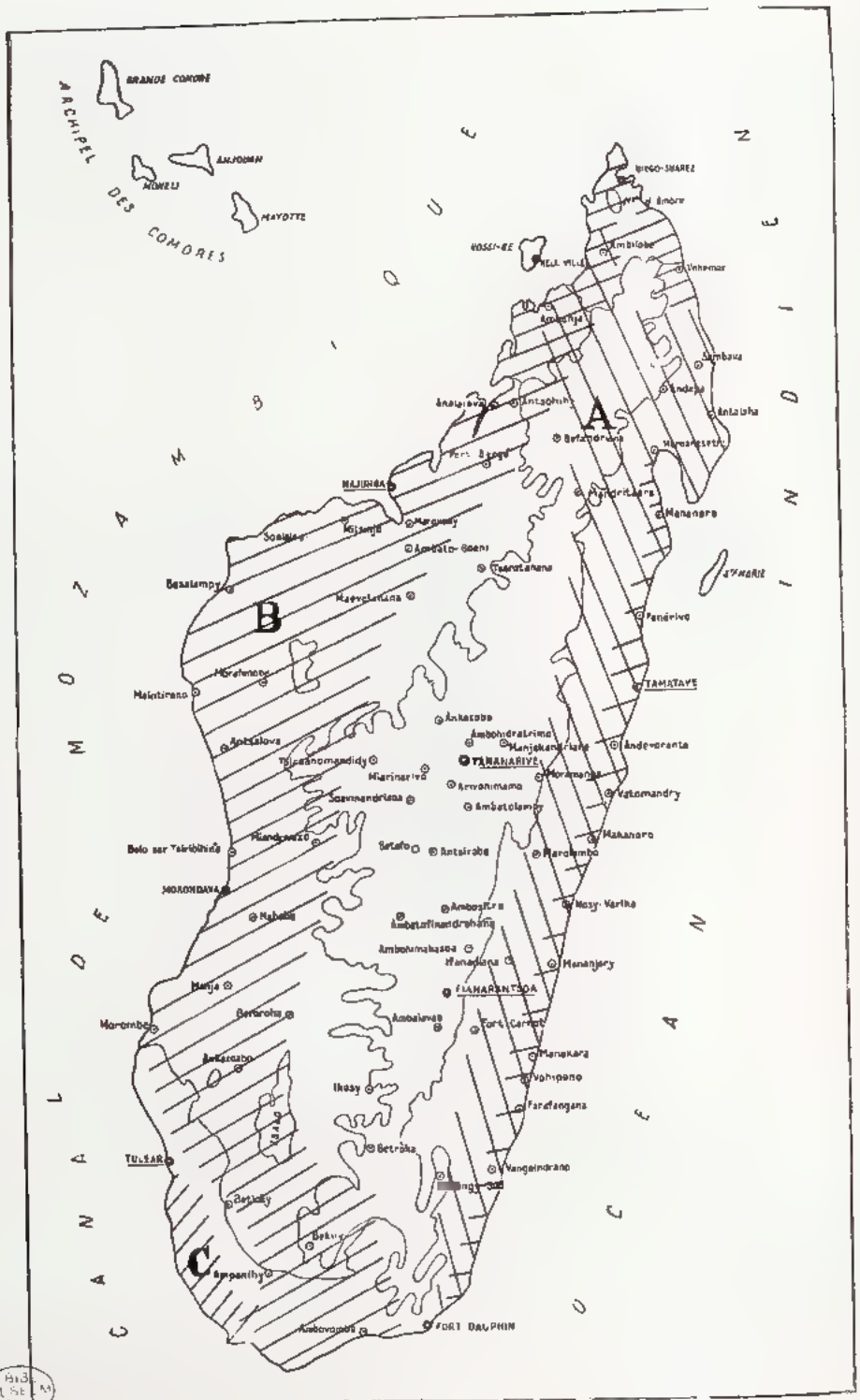


Fig. 113. Vicariance géographique de trois espèces de *Coua* Schinz : A *cœrulea* L ; B *cristata* L.; C. *Verreauxi* Grand. (d'après RAND)

Source : MNHN, Paris

On peut rattacher à la vicariance Est Ouest des couples occupant seulement une partie de chacune de ces deux zones.

Ainsi *Megalomma alluaudi* Fl. est localisé au sud de l'Ile (au sud de Manakara) mais montre une forme *tricoloratum* W. Horn du Sud-Ouest, et du Centre-Sud, s'opposant à deux formes de la forêt de l'Est.

La rareté relative de ces cas de vicariance dans la faune paraît difficilement explicable On pourrait penser que la vicariance animale est souvent beaucoup plus poussée que la vicariance botanique et que, par voie de conséquence, la fragmentation des aires géographiques animales, elle aussi très accentuée, ne permet plus de reconnaître des espèces à aires orientale ou occidentale. Cette interprétation ne répond qu'imparfaitement aux données, car la liste des espèces répandues sur tout l'Est ou tout l'Ouest, et limitées à l'une de ces zones, est au contraire assez longue.

On pourrait supposer que l'ampleur des vicariances botaniques Est-Ouest est due à l'ancienneté, certaine, de l'opposition climatique entre Est et Ouest (1) qui s'est exercée sur la flore, alors que les éléments faunistiques, d'arrivée plus récente, y auraient été moins sensibles. C'est postuler une dyschronie entre la flore et la faune, possible lorsque l'on considère le nombre relativement élevé de familles végétales endémiques et le petit nombre de familles animales propres à Madagascar. Mais rien ne permet d'être plus affirmatif

Peut-être enfin l'immobilité des plantes les rend-elles plus sensibles aux caractères moyens du climat considéré sur une longue période, la mobilité des animaux les amène-t-ils à obéir aux variations extrêmes de ces mêmes climats, à être surtout en fait sensibles aux microclimats.

Tout ceci reste du domaine de l'hypothèse.

Un cas de vicariance Est-Ouest remarquable nous est donné par les Agrionides du genre *Phaon* Selys Des deux espèces malgaches du genre, l'une, localisée à l'Ouest, *P rasoherinæ* Fraser, est endémique; l'autre, afro-malgache, *P. viridipennis* Burm., ne se rencontre qu'à l'Est Faut-il admettre la recolonisation de l'Ouest par un élément sylvatique afro-malgache ?

b. *La vicariance non liée à l'opposition Est-Ouest.* C'est de très loin le cas le plus fréquent Tous les genres malgaches à spéciation tant soit peu marquée montrent une active vicariance Celle-ci est

(1) Celle-ci, fondée sur le relief, remonte en tout cas à l'ouverture du canal de Mozambique et doit plutôt tendre à diminuer du fait de l'érosion.

Source : MNHN, Paris

de règle absolue parmi les Odonates (*Nesolestes* Selys ou *Pseudagrion* Selys) comme parmi les Cétoines (*Coptomia* Burm.) ou les Carabiques (*Neocolpodes* Jeann.) voire les Endomychides, parmi les Phasmides (*Orobia* Stal, *Antongilia* Redt.), les Plécoptères (*Madenemura* Paul.), les Blépharocérides, etc.

En ce cas, la moindre barrière géographique : le plus souvent une zone déboisée, parfois une chaîne de collines, une rivière, suffit à délimiter le domaine de deux espèces différentes. Jusqu'ici aucune étude précise sur les limites et les zones de mélange n'a été réalisée; d'après nos observations inédites sur les Lémuriens, de telles recherches auraient un puissant intérêt.

Lorsque les limites sont fournies par la mer, la vicariance prend une précision particulière. Ainsi le *Storthodontus coquereli* Fairm donne semble-t-il :

une sous-espèce, *coquereli* Fairm., à Nosy Be;
une sous-espèce, *amplipennis* Bänn., à l'île de Berafia;
une sous-espèce inédite sur Nosy Mitsio;
une sous-espèce, *camuseti* Boil., à la Montagne d'Ambre;
une sous-espèce, *meloui* All., à la Montagne des Français.

Cette vicariance de détail paraît parfois correspondre à une vicariance entre régions.

Ces cas sont plus nombreux que ceux entre domaines.

Ils ne sont pas très nets chez les Mammifères et les Oiseaux, mais paraissent moins rares chez les Insectes.

Ainsi *Pogonostoma subtile subtile* W. Horn de la Montagne d'Ambre est remplacé dans le Centre et à Périnet par la sous-espèce *hamulipennis* W. Horn.

On pourrait trouver de très nombreux exemples de ce type de variation dans tous les groupes.

L'analyse de la vicariance à l'intérieur d'un domaine n'a pas encore été faite.

Il sera sans doute possible, lorsque les récoltes auront été plus méthodiquement poussées, de reconnaître dans chaque zone ou chaque région des secteurs caractérisés par un endémisme élevé. Pour l'Est, il semble bien exister trois centres principaux : le fond de la baie d'Antongil; Périnet et jusqu'à Ifanadiana; la région de Fort-Carnot, et jusqu'au sud de la chaîne. Mais il est difficile d'être certain que l'on n'est pas trompé par l'abondance plus grande des matériaux provenant de certaines stations.

2. Les clines

Peut-être les dimensions de Madagascar sont-elles insuffisantes pour permettre la formation de clines caractérisés; peut-être nos

Source : MNHN, Paris

méthodes d'analyse taxonomique ne permettent-elles pas de mettre en évidence des clines existant réellement. Toujours est-il que nous n'en connaissons pas d'exemples précis.

Même les règles classiques, loi de Bergmann sur la variation montagnarde des Oiseaux, règle de l'éclaircissement des formes occidentales ou désertiques, ne trouvent que des applications incertaines et souvent contradictoires à Madagascar.

Des traces de clines peuvent cependant être mises en évidence chez les Oiseaux. C'est ainsi que *Coracina cinerea* (Mull.), *Vanga curvirostris* (L.) et *Leptopterus chabert* (Mull.), qui ont des formes orientales et des formes du Sud-Ouest bien tranchées, sont représentées dans l'Ouest par des formes intermédiaires, qui tendent vers le type oriental dans le nord et vers le type du Sud-Ouest dans le sud de leur aire.

On peut sans doute rattacher aux clines un type particulier de spéciation géographique que nous qualifierons de *spéciation en mosaïque*. Le meilleur exemple nous en est fourni par les formes de *Propithecus verreauxi* A. Grand (fig. 114). La variation peut, ici, apparaître désordonnée, mais analysée de près on constate qu'elle ne porte que sur un nombre limité de caractères, parfois un seul, et qu'elle s'ordonne selon un thème commun.

Pour *P. verreauxi* A. Grand, les formes connues, du Nord au Sud, seront les suivantes :

P.v. coquereli A. Grand., à museau noir, poitrine et face externe du bras et de l'avant-bras rouge, ainsi que la face extérieure des cuisses. De la baie de Narendry à la Betsiboka.

P. v. coronatus M.E., à front, tête, joues brun noir; poitrine et dos variés de roux. De la Betsiboka jusque sur la Mahavavy du Sud.

P. v. deckenii Peters, blanc à museau noir, parfois teinté de roussâtre. De la Mahavavy du Sud jusqu'à la Tsiribihina.

P. v. verreauxi A. Grand, à calotte marron et corps entièrement blanc. De la Tsiribihina jusqu'à Fort-Dauphin.

P. v. majori Rotsch., de la Taheza (1) à corps blanc marqué de brun sur la tête, la poitrine, l'abdomen et la face interne des membres, ainsi que le haut du dos.

Cette dernière forme représente un type mélanique en enclave dans une zone occupée par la forme blanche.

(1) La forme n'était connue que du «pays des Tanosy émigrés» par HILL; elle a été retrouvée près de Sakaraha par P. GRIVEAUD et le Service des Eaux et Forêts et doit occuper un secteur sur l'Onilahy.

Source : MNHN, Paris

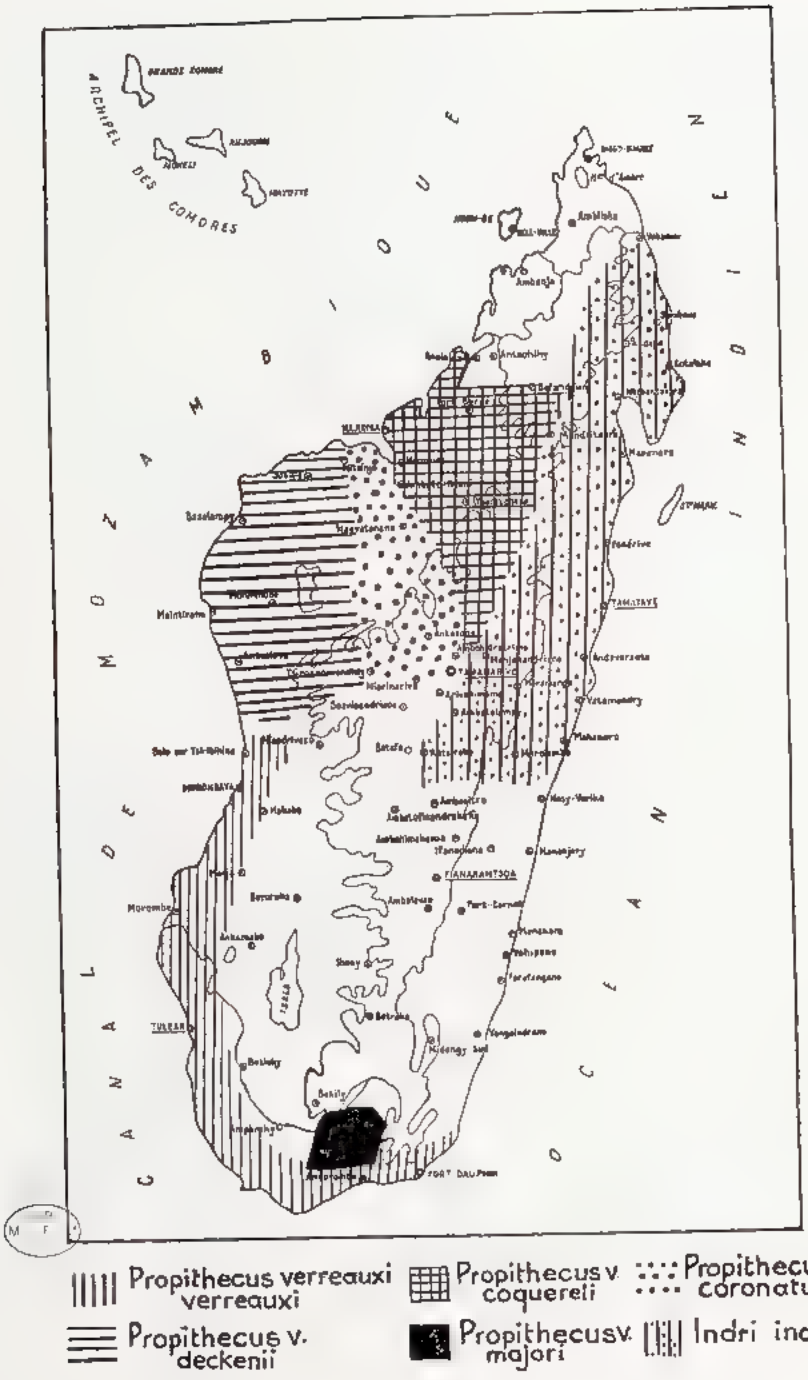


Fig 114 — Vicariance géographique des formes de *Propithecus verreauxi* A. Grand. (d'après HILL)

Source : MNHN, Paris

Pour *Propithecus diadema* Bennett qui se comporte comme le vicariant oriental de *P. verreauxi* A. Grand., mais occupe l'Analamerana dans le secteur Nord-Ouest, les formes connues s'échelonnent comme suit (fig. 115) :

P. d. perrieri Lavauden, noir pur, de l'Analamerana;

P. d. candidus A. Grand., blanc pur, au nord de la baie d'Antongil et sur le cap Masoala;

P. d. diadema Bennett, museau noir, tête brune, lombes et flancs gris, région sacrée, avant-bras et membres inférieurs blanc jaunâtre à jaune vif; de la baie d'Antongil à la Masora;

P. d. edwardsi A. Grand., noir teinté de roux, entre la Masora et la Matitana;

P. d. holomelas Günther, presque noir pur, au sud de la Matitana

La répartition des diverses formes de *Lemur fulvus* E. Geoffr. donne un autre exemple de ces variations en mosaïque, portant sur la combinaison de caractères de couleur (fig. 116).

On serait parfois tenté de rattacher à la vicariance régionale des cas qui ne peuvent être déterminés par le climat et entrent dans la catégorie de la spéciation en mosaïque.

Ainsi parmi les Pogonostomes et au niveau subspécifique, nous avons les deux doublets suivants :

Pogonostoma violaceum fulgidipenne Lesne, de la pluvisilva du Tsaratanàna et de la forêt sèche de Majunga.
Pogonostoma violaceum violaceum Fleut., de la Montagne d'Ambre.

Pogonostoma septentrionale septentrionale Fleut., de la Montagne d'Ambre et de la forêt sèche de Vohémar.
Pogonostoma septentrionale auripenne W. Horn, de la pluvisilva du Tsaratanàna et de la forêt sèche de Majunga.

Ces répartitions doivent trouver leur explication, soit dans d'anciens changements de climat ou de relief, soit dans l'extension secondaire d'une sous-espèce à partir de sa zone d'apparition, extension qui a permis la colonisation secondaire d'un nouveau secteur écologique.

Il faut sans doute rattacher à l'évolution par clines le cas des formes locales de *Bunxa aslauga* Kirby; largement répandue sur les plateaux, le Nord-Ouest et l'Est, sous sa forme typique, brun rougeâtre foncée, l'espèce est représentée dans les zones sèches du Sud et de l'Ouest par des formes pâles, selon un schéma classique. Mais les deux formes pâles que l'on peut reconnaître ne diffèrent pas par l'intensité de la coloration, mais bien par le système de coloration :

vulpes Oberth., de l'Androy, est roux clair;

Source : MNHN, Paris

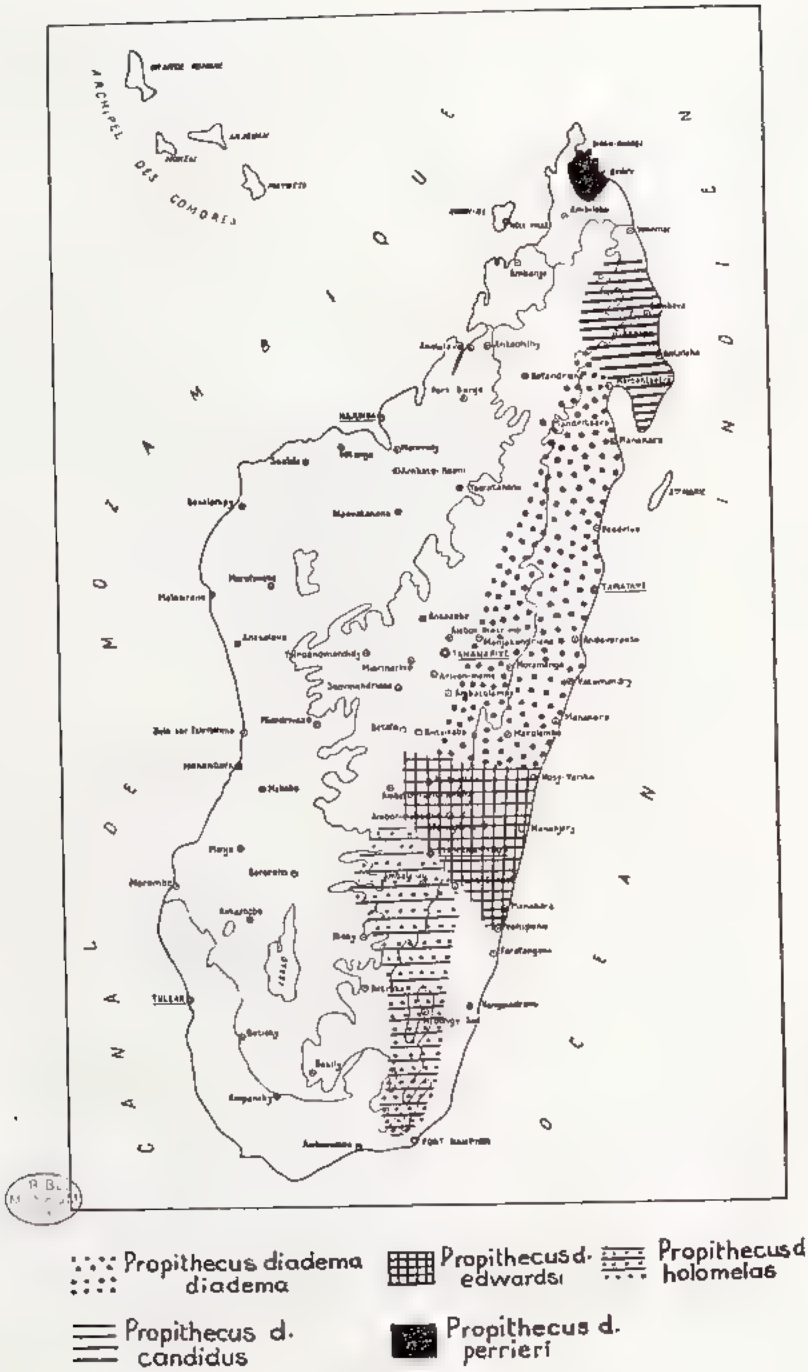


Fig. 115. — Vicariance géographique des formes de *Propithecus diadema* Bennett (d'après HILL)

Source : MNHN, Paris

plumicornis Butlr., de l'Ouest et du Sud-Ouest, a les aires pâles habituelles très agrandies, sans que les zones foncées soient éclaircies.

3. Les clades

Les clades correspondent à la plus fréquente des formes de la spéciation à Madagascar. L'éclatement d'un type spécifique en nombreuses formes dérivées, à l'échelon spécifique ou à l'échelon subspécifique, sans que ces formes s'excluent géographiquement, paraît en effet la règle dans la Grande Île. L'ampleur du cladisme est considérable que l'on songe aux *Polybothris* Dej. qui comptent plus de deux cents espèces, dont certaines elles-mêmes redivisées en très nombreuses formes distinctes. Il se retrouve dans la plupart des groupes d'Invertébrés, mais ne semble exister, chez les Vertébrés, que parmi les Batraciens du groupe *Mantella* Boul.

Il est remarquable que, dans les groupes présentant des clades, ceux-ci n'apparaissent que sporadiquement : un genre ou un groupe d'espèces seul montrant une spéciation explosive, au milieu de genres à variation bien plus faible Statistiquement, malgré ces réserves, on constate que bien près de la moitié des espèces malgaches sont dues au jeu du cladisme, sans qu'intervienne une spéciation par vicariance. D'autre part, c'est surtout dans le cas des clades que les distinctions entre formes sont subtiles Pour les *Nematopeza* Chaud., petit groupe polyphylétique très diversifié, JEANNEL souligne ainsi que les distinctions ne peuvent guère se fonder que sur les genitalia. Pour d'autres, les distinctions portent sur un détail du dessin, ou de la sculpture, sans affecter, de façon sensible, les genitalia.

Les clades affectent aussi bien les formes disparues que les formes actuelles Rappelons que de quatre genres fossiles de *Propithecini* un seul a survécu; que plusieurs familles de Lémuriens ont disparu à la même époque.

4. Les spéciations parallèles

Il s'agit d'une modalité de l'évolution donnant naissance à des especes dont la distribution peut être quelconque, mais dont les caractères morphologiques se disposent selon des séries linéaires.

Les exemples en sont très peu nombreux, mais on peut citer le cas des Blépharocérides dont toutes les espèces se groupent en un très petit nombre de types morphologiques et, à l'intérieur de chacun de ces types, ne diffèrent que par d'assez faibles détails. Ces groupes reproduisent, à l'intérieur de l'unique genre malgache

Source : MNHN, Paris

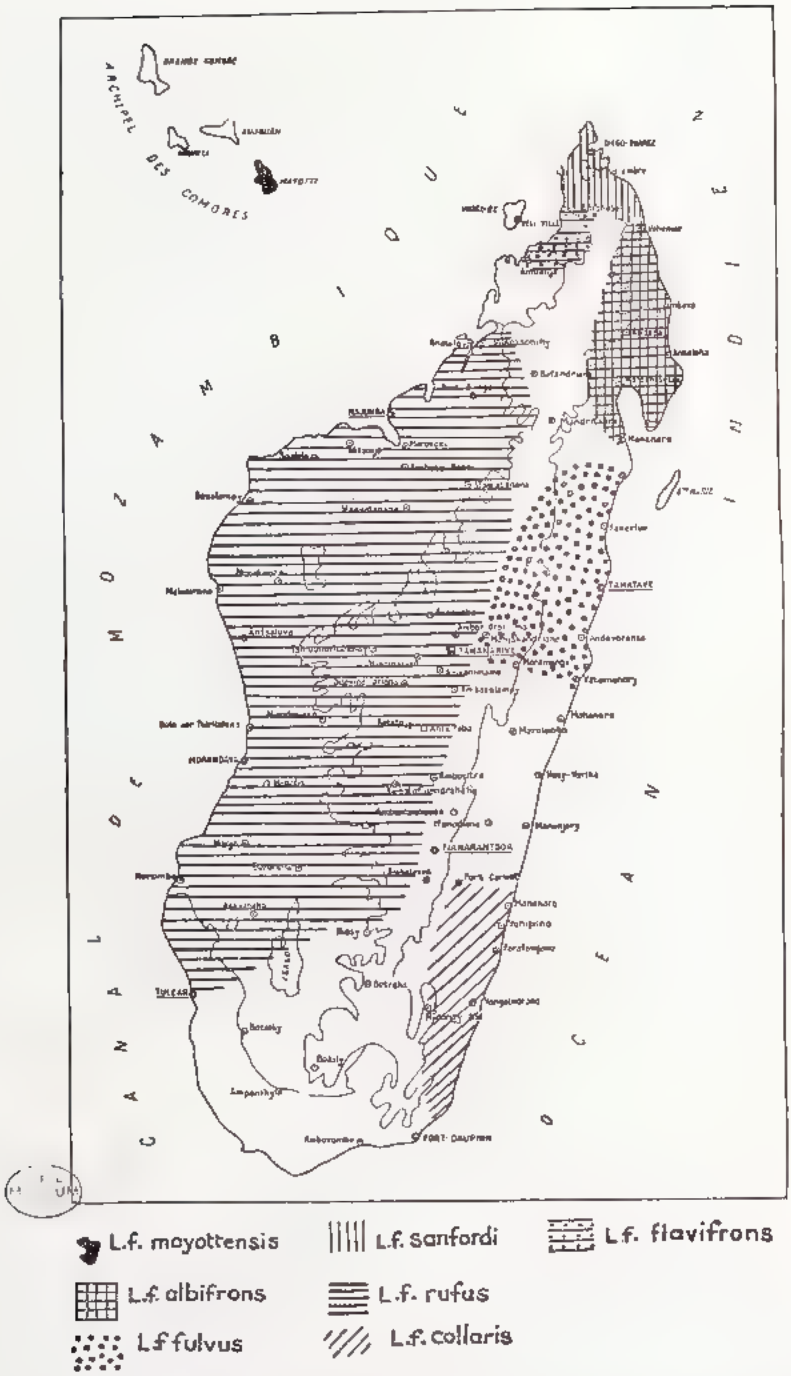


Fig 116 — Vicariance géographique des formes de *Lemur fulvus* E. Geoffr. (d'après Hill). Notons qu'en réalité les aires des diverses formes des trois espèces de Lémuriens dont nous donnons ici les cartes sont bien moins jointives que celles-ci ne le feraient supposer. Hill a étendu les aires des diverses formes bien au-delà de leurs limites naturelles actuelles.

Source : MNHN, Paris

Paulianina Alex., les traits apparents de plusieurs sous-familles et d'un grand nombre de genres connus du reste du monde. Il en va de même pour les *Anillini*, par exemple.

L'établissement de ces séries évolutives a l'intérêt de nous montrer les limites étroites qui contiennent la variation d'un groupe zoologique donné; la convergence avec plusieurs groupes distincts, même s'ils sont voisins, qu'affectent les espèces de certains genres endémiques parle dans le même sens.

Toutefois, il est nécessaire de ne jamais oublier le caractère «anthropique» des séries ainsi établies et le fait que des convergences, évidentes pour l'observateur humain, peuvent n'avoir aucune valeur réelle.

Ces convergences peuvent s'exercer jusque sur les garnitures chromosomiennes et MATHEY (*in litt.*) souligne que *Chamæleon gallus* Günth. présente le type chromosomien de *C. pumilus* d'Afrique du Sud, avec lequel il n'a aucun point commun, et diffère, totalement, par là, de *C. nasutus* Dum. et Bibr. dont il n'est, d'après le plus récent monographe HILLENIUS, qu'un simple mutant.

Nous ne pouvons, sans sortir de notre domaine, étudier ici les enseignements que l'on peut retirer du jeu de la spéciation quant à l'évolution morphologique des espèces. Cependant, la spéciation explosive offre à ces recherches un champ d'étude d'un intérêt exceptionnel.

L'ampleur même de la spéciation, la conservation, au moins momentanée, d'un nombre très élevé de mutants d'une même espèce invitent à comparer entre eux les divers taxa. On peut ainsi, d'abord, dresser un tableau des fréquences avec lesquelles la couleur, la sculpture, puis les formes, voire les proportions de tel ou tel appareil, sont atteintes par la variation. Cette étude éclaire le problème des potentialités évolutives du groupe et en permet une connaissance taxonomique plus précise. Elle nous montre aussi combien d'infimes différences peuvent suffire à isoler définitivement une nouvelle entité taxonomique.

Les facteurs génétiques de la spéciation

L'étude des populations de zones continentales a permis de montrer l'existence de cas de spéciation cryptique avec apparition, dans une population, d'isolats reproductifs dont certains sont morphologiquement indiscernables. Ces isolats extérieurement identiques montrent parfois, par contre, de profondes dissemblances physiologiques. Tel est le cas des formes du groupe *Cyclops vernalis* Fischer au Canada, qui diffèrent entre elles par

Source : MNHN, Paris

leur aptitude à servir d'hôte intermédiaire au Cestode *Triænophorus crassus* Forel.

Mais l'étude théorique de la spéciation est plus aisée lorsqu'elle porte sur des populations limitées ou isolées.

Si l'on en croit Sewall WRIGHT, repris par GOODHART (1), dans une population très petite (ne comprenant que peu d'individus) il peut apparaître une variation génétique, une dispersion de la variabilité spécifique, une véritable «dérive génétique» Deux facteurs au moins jouent, semble-t-il, pour expliquer ce fait d'une part, l'absence de l'effet tampon qu'exerce nécessairement une population importante qui, en fait, «digère» la plupart des variations; et aussi une diminution de l'action de la sélection naturelle qui n'intervient, par définition même, qu'au-dessus d'une certaine densité. Cesseront aussi de jouer, au moins temporairement, les mécanismes régulateurs que l'on peut rattacher à la sélection sexuelle.

MAYR (Evolution as a process, 1954, p. 157-180) va plus loin encore et écrit qu'il existe «an intrinsic tendency to unbalanced differentiation in isolated environment» (2).

Une telle dérive, qui nous paraît revêtir dans le cas de la faune malgache une particulière importance, car elle est susceptible d'amorcer des ultraévolutions hypertéliques, peut se produire soit lorsqu'un petit noyau d'immigrants colonise un nouveau territoire, soit à la suite d'une crise climatique (inondation, glaciation, éruption volcanique, ou biologique (épizootie) ayant réduit brutalement la population totale.

Pourtant MOREAU estime que cette dérive génétique telle que le conçoit MAYR, sans doute «partly because the original stock, if merely cut off from the continent, not invading, would have had .... a large assortment of genes» ne joue pas à Madagascar

Mais MOREAU limite son matériel de référence aux *Zosterops* Vigors et Horsfield, et un argument en faveur de l'affirmation de MAYR nous est fourni, en dehors de la spéciation elle-même, par la forte variabilité de nombreuses espèces insulaires. D'autre part MOREAU n'envisage pas le cas où le stock isolé, nombreux au début, est raréfié par des changements climatiques par exemple.

Pour rester dans notre dition, rappelons seulement, à titre d'exemple, que GUNTHER et NEWTON, étudiant les ossements de

(1) C. B. GOODHART. — Genetic stability in population of the polymorphic snail *Cepæa nemoralis* L. *Proc. linn. Soc. London*, 167, 1956, p. 50-67.

(2) RENSCH, dans le même ordre d'idées, admet une variation géographique indéterminée mais intense dans le cas de nouvelles populations dérivant d'un petit nombre d'individus.

Source : MNHN, Paris

l'*Aphanapteryx bræcki*, Rallide éteint de Rodriguez, se demandent si l'espèce «varied considerably in size, or that two races existed, which is not very probable». Or, cette variation portait, non pas sur un nouvel immigrant, mais sur un endémique hautement spécialisé (1).

Le principe de l'effet du fondateur, cas particulier de la dérive génétique de Sewall Wright, est d'application aisée dans le domaine insulaire. Il rend compte de la plupart des faits de spéciation insulaire.

En nous basant sur ce principe, on est amené à admettre que

la variabilité est d'autant *plus grande* que la *sélection* est *plus faible;*

la variabilité est d'autant *plus grande* que le *stock initial* d'individus est *plus faible,* au moins au dessus d'un seuil d'homogénéité.

Avec une absence virtuelle de sélection (place vide insulaire et une colonisation minime donc une arrivée par voie passive et non par voie de terre), la population d'une espèce donnée a toutes chances d'éclater rapidement en deux ou plusieurs éléments. Cet éclatement fait normalement suite à une arrivée accidentelle On peut alors constater successivement une indigénation en général pénible, une extension qui peut être continue, en tache d'huile, ou discontinue, par bonds, rapide ou lente, puis une phase de foisonnement suivie d'une phase de déclin et d'extinction de certaines des formes individualisées. Entre la phase d'indigénation et la phase de foisonnement se situe un changement génétique et le passage :

d'une espèce expansive : prolifique, plastique, à la vie brève, à liens écologiques vagues, et vie dans les milieux pionniers;

à des espèces localisées : à vie plus longue, moindre prolificité, monomorphie, protection des descendants, en interrelations étroites avec le milieu, et vivant dans les climax.

Bien entendu, aucune des espèces, soit initiales, soit finales, ne présente simultanément tous ces caractères

Dans une place vide, l'évolution des espèces se fait de façon synchrone, de sorte que les climax naissent d'une inter-adaptation des espèces entre elles au cours de leur édification même (ce qui

(1) Les exemples d'affolement de la variabilité spécifique dans les îles sont presque tous indirects, en ce sens que le biologiste en constate seulement le résultat. Un cas pourtant, dans notre diction, paraît probant, c'est celui d'*Hypolimnas dubia drucei* Butl. dont Bernardi a souligné l'extrême variation aux Comores. Des chasses récentes communiquées par Genevey nous ont montré une variabilité encore plus considérable que celle décrite par Bernardi.

Source : MNHN, Paris

rejoint la notion de «feedback» d'EMERSON. Les espèces d'une telle faune marquent :

soit un affolement de la variabilité (effet de fondateur aidé par une réduction de la pression écologique);

soit au contraire une réduction de la variabilité qui peut traduire soit une phase d'installation (variante de l'effet du fondateur : stock génique très réduit), soit la phase finale (application, bien qu'au ralenti, de la sélection naturelle).

L'affolement de la variabilité, la formation des clades marquent pour VANDEL la maturité des espèces, leur spécialisation. Mais cet affolement s'exerce particulièrement sur les espèces colonisant un espace vide (1).

On en vient alors à reconsidérer l'interprétation habituelle des faunes insulaires à foisonnement d'endémiques.

Plus, en effet, le peuplement de ces îles sera dû à des introductions d'individus en nombres limités, plus elles montreront une pullulation d'endémiques Et entre les îles détachées du continent et les îles toujours isolées, l'opposition faunistique sera profonde. Les premières montreront seulement, avec une faune équilibrée, des vicariants des formes continentales. Les secondes des clades nombreux dans une faune déséquilibrée.

De deux îles détachées du continent, par ailleurs, la plus anciennement isolée montrera, parce qu'elle a été soustraite plus tôt aux apports extérieurs, l'affolement maximum.

Ceci, qui se vérifie pour les Hawaï, Maurice ou la Réunion, souligne l'ancienneté de l'isolement de Madagascar et son caractère d'île océanique, puisqu'il constitue un des traits marquants de la faune malgache Et les séries d'endémiques des Canaries ou de Madère font aussi, de ces îles, des îles océaniques.

La fréquente confusion, qui consiste à traiter ces îles d'îles continentales, *parce que* leur faune d'endémiques est riche et complexe, provient semble-t-il de ce que l'on compare entre elles des îles océaniques à biotopes diversifiés, proches d'une masse continentale, et des îles océaniques extrêmes, atolls ou rochers isolés, homogènes et situées très loin de toute autre terre Mais la différence faunistique entre ces deux variétés du même type tient à des causes secondes et non à une différence d'origine

L'existence, dans des biotopes insulaires très spécialisés, d'une faune riche en espèces, et donc apparemment non spécialisée,

(1) Il n'y a là, malgré tout, qu'une notion statistique. MATHEY a ainsi démontré que l'évolution chromosomique des Caméléons était, selon les rameaux, accélérée à Madagascar ou en Afrique continentale.

Source : MNHN, Paris

paraît en contradiction avec le principe de THIENEMANN tel que VAILLANT le formule : «Un biotope héberge une flore et une faune d'autant plus spécialisées c'est-à dire d'autant plus riches en individus et plus pauvres en espèces qu'il serait lui-même plus spécialisé» Conception qui est aussi celle d'ELTON. Au moins y trouvons-nous une exception qui s'oppose à la règle.

Cela montre le danger de la généralisation en ce domaine, et la nécessité de pousser l'analyse au-delà du simple examen quantitatif. On est en droit surtout de penser que le principe de THIENEMANN vaut pour des habitats holarctiques, repeuplés après les glaciations, et non pour des habitats tropicaux stabilisés depuis fort longtemps.

L'allègement de la sélection, qui est évident dans une place vide insulaire, paraît toujours sensible dans les îles où les prédateurs sont, proportionnellement, moins développés que dans les zones continentales. Cette réduction n'est cependant pas absolue car nous avons noté la fréquence des marques de bec d'oiseau sur les ailes des Rhopalocères aux Glorieuses par exemple. Mais il est intéressant de remarquer, en passant, que la réduction des prédateurs caractérise à Madagascar les prairies anthropogènes par rapport aux forêts climaciques. Ce trait accentue le caractère récent du peuplement de ces prairies.

L'effet du fondateur se trouve renforcé par son champ d'action insulaire. S'appliquant à des biocénoses en déséquilibre, sans rapport avec les biocénoses de départ, il sera particulièrement efficace La pullulation constante des mutations est généralement sans action en milieu continental, parce que les mutations non utiles ne se maintiennent pas; dans un nouveau milieu, ou une nouvelle biocénose, certaines de ces mutations pourront se révéler utiles et survivre; d'autres, indifférentes, n'auront aucune raison d'être éliminées.

Le principe de l'effet du fondateur ne saurait, pour certains auteurs, tel SACCHI, rendre compte de tous les faits de spéciation insulaire et, en particulier, serait impuissant à expliquer les convergences telles que le mélanisme et le gigantisme insulaire d'espèces diverses. C'est possible, mais nullement certain, car ces convergences ne sont jamais qu'exceptionnelles, et l'effet du fondateur permet la dérive d'un caractère normalement caché, récessif, et sa pleine manifestation. Mélanisme ou gigantisme, caractères généraux, pourraient constituer de tels traits récessifs.

Cependant, même si nous écartons des manifestations comme le mélanisme, des facteurs du milieu interviennent certainement dans

Source : MNHN, Paris

la spéciation insulaire par suite de l'apparition de nouvelles adaptations chez les immigrants.

Nous savons en effet que le cycle des immigrants peut être modifié. Ainsi *Amphimallon majalis* Raz., dont le cycle est de deux ans en France, a un cycle annuel aux Etats-Unis où il a été introduit (1).

L'habitat peut, de son côté, être modifié. Des exemples nous sont fournis par la faune corse : les Ephémères *Cænis mœsta* et *Heptagenia lateralis*, sublimnique en France continentale sont rhéophiles en Corse et ne se rencontrent pas dans les eaux à courants faibles Sans doute en rapport avec les teneurs en O^2 et la température des eaux, ce trait, qui se retrouve chez des Hydracariens, a un gros intérêt puisqu'il entraîne, dans la vie des espèces en cause, l'apparition d'un nouveau facteur, la rhéophilie, et la concurrence avec un ensemble d'espèces complètement différentes de celles que l'Insecte pouvait rencontrer dans son habitat limnique initial.

L'un des domaines de la variation insulaire qui pourrait échapper, malgré tout, au principe du fondateur est celui du méioptérisme insulaire, du gigantisme et du nanisme insulaires.

Pour la région malgache les données, très incomplètes, sur le méioptérisme insulaire ne permettent aucune généralisation. Par contre, en connaît quelques cas de gigantisme insulaire

Citons *Eilema squalida* Guénée, de la Réunion, espèce géante par rapport aux formes malgaches proches, et à laquelle répond un *Eilema* mauricien moins grand, mais encore de taille nettement supérieure à celle des espèces malgaches affines.

Mais le gigantisme de l'espèce réunionnaise peut être un cas de gigantisme montagnard comme l'est celui de *Ræselia convexalis griveaudalis* Toulgoët, du pic Boby à Madagascar.

Citons surtout les Vertébrés malgaches subfossiles : *Æpyornis*, Lémuriens et Cryptoprocte géants, le Lézard géant de Rodriguez, et même les Drontes, columbiformes de taille très supérieure à la normale.

Ce gigantisme des subfossiles permet même parfois d'opposer dans un même genre une forme disparue géante et une forme survivante naine (*Propithecus verreauxoides* Lamb. et *P. verreauxi* A. Grand, *Daubentonia robusta* Lamb. et *D. madagascariensis* Gmelin).

Ainsi l'un des facteurs principaux, génétiquement le facteur essentiel, de la spéciation pourrait être la dérive génétique. Mais

(1) W. C. Evans et G. Gyrisco. — A study of the flight habits of the European chafer. — *Ent. exp. et appl.*, 2 (1959), p. 21, 26 figs.

Source : MNHN, Paris

Planche XXI — La Mauricie, sous-bois, forêt Mixte du nord, et les racines traçantes des arbres. Cliché R. Vaillancourt.

Source : MNHN, Paris

l'intervention d'un facteur secondaire renforce dans tous les cas et parfois masque la dérive génétique, ce facteur étant l'ampleur de l'isolement Le rôle de l'isolement est bien connu et ce facteur est celui qui est le plus unanimement accepté comme cause de spéciation. Nous nous bornerons à rappeler que le relief haché, disséqué, de Madagascar, la violente opposition climatique entre secteurs du vent et sous le vent, la variété des sols, la rupture du couvert végétal continu par déboisement, ont favorisé à l'extrême, dans la Grande Ile, un peuplement discontinu, l'apparition de populations isolées et, par voie de conséquences, de formes taxonomiquement isolées.

L'isolement géographique a été renforcé par l'isolement écologique, la multiplication des biotopes hautement spécialisés, des inféodations écologiques strictes. Ces dernières constituent un élément favorable pour les organismes qui y sont soumis car elles les isolent et les protègent du monde extérieur. A ce titre les habitats spéciaux de la Grande Ile jouent le rôle d'îles à la deuxième puissance. Ils rejoignent les milieux spéciaux que sont, en Afrique tropicale, la termitière, le nid ou la colonne de Doryles, le nid de Plocéines. Il est toujours possible d'établir une sorte d'équivalence entre l'isolement écologique et l'isolement géographique.

L'importance de la spéciation

Lorsque l'on étudie une faune continentale, la spéciation est en général difficile à mettre en évidence et paraît un phénomène exceptionnel. Le cladisme (Huxley) en particulier n'apparaît pas clairement.

Quelques cas exceptionnels dans les domaines insulaires ou continentaux ont cependant permis de lui donner sa pleine valeur et justifient l'étude générale du phénomène.

Ainsi Zimmermann, analysant la faune d'Insectes des îles Hawaï, montre que les mille deux cents quatre-vingt-dix espèces qu'il y reconnaît dérivent de seulement quarante espèces immigrantes. En faisant la part des espèces disparues, on mesure encore mieux l'ampleur qu'a prise la spéciation.

En se limitant à un milieu écologique, et non plus à une seule région géographique, Slevers, revisant les Staphylinides termitophiles, parvient à faire dériver les trois cents espèces connues de six espèces qui, pionniers audacieux, ont seules quitté le monde libre pour s'associer aux Termites.

Source : MNHN, Paris

Parle dans le même sens la multiplication, en Australie, des *Eucalyptus* et des *Casuarina* (près d'un millier d'espèces sont connues du premier genre) dont Good (1) dit :

«may it not be that these two genera, doubtless among others, are not in fact Australian types in origin, despite their prominence there to-day, but among the most conspicuous examples of that filling of partial vacuum... by appropriate stocks from Melanesia.»

Nous verrons plus loin comment le jeu de la spéciation a pu donner naissance à la faune malgache. Il nous suffit ici de rappeler par les exemples cités la généralité et l'ampleur des faits de spéciation en d'autres régions.

Le problème de l'évaluation des caractères morphologiques dans l'étude de la spéciation.

Le récent travail de Moreau déjà cité (*Bull. Brit. Mus., Zool.*, IV 7, 1957, p. 309-403), analysant la spéciation des *Zosterops* Vigors et Horsfield dans l'océan Indien Occidental, montre l'extrême difficulté de ce genre d'étude et les risques d'erreur qu'il comporte.

Il énumère en effet tout d'abord les formes connues. On peut en dresser la liste suivante :

Madagascar	*Zosterops maderaspatana maderaspatana* (Linné).
Glorieuses . .	*Zosterops gloriosæ* Ridgway.
Cosmoledo, Astove..	*Zosterops m. maderaspatana* (Linné).
Aldabra	*Zosterops aldabrensis* Ridgway.
Europa	*Zosterops vœltzkowi* Matschie.
Grande-Comore	*Zosterops comorensis* Skelley (2).
	Zosterops mouroniensis Milne Edw. et Oustalet.
	Zosterops kirki Skelley.
Anjouan	*Zosterops anjouanensis* E. Newton.
Mayotte	*Zosterops mayottensis* Schlegel.
Séchelles : Marianne	*Zosterops semiflava* Newton.
Séchelles : Mahé...	*Zosterops modesta* Newton.
Réunion	*Zosterops borbonica* (Gmelin).
	Zosterops hæsitata Hartl.
Maurice	*Zosterops mauritiana* (Gmelin) (3).
	Zosterops curvirostris Blyth.

Ce tableau paraît traduire une intense spéciation et opposer des îles hautes, polyspécifiques, et des atolls, monospécifiques.

---

(1) R. Good. The bigeography of Australia. — *Nature, London*, 1958, p. 1763-1765.

(2) Les récentes recherches de Benson et Grivaud ont complété et modifié ce tableau; *Z. comorensis* serait propre à Mohéli.

(3) D'après Vinson, *in litt.*, l'espèce serait en voie de disparition.

Source MNHN, Paris

Mais l'analyse des formes elles-mêmes, et non plus leur simple catalogue, modifie profondément cette impression.

Le *Zosterops* Vigors et Horsfield d'Europa ne diffère de celui de Madagascar que par sa queue un peu plus longue; ceux des Glorieuses et d'Aldabra par le jaune plus marqué du plumage; *anjouanensis* et *comorensis* ne diffèrent qu'à peine eux aussi de la forme malgache; par contre *mayottensis* est proche de *semiflava* des Séchelles, dont *modesta* diffère profondément par la perte du jaune; quant au *Kirki* ce n'est peut-être qu'une forme de couleur de *comorensis*, peut-être une race du *senegalensis* africain.

On obtient alors le nouveau tableau suivant :

Zosterops maderaspatana (Linné), représenté à Madagascar, Europa, Glorieuses, Aldabra, Anjouan, Grande-Comore, par des populations à peine différenciées;

Zosterops modesta Newton paléo-endémique des Séchelles;

Zosterops semiflava Newton, espèce séchelloise avec un vicariant à Mayotte;

Zosterops senegalensis, espèce africaine, pénétrant peut-être sous sa forme endémique *Kirki* Skelley à la Grande-Comore.

Enfin des deux espèces doubles aux Mascareignes, deux sont détachées des *Zosterops* Vigors et Horsfield, pour passer au genre *Malacirops* Bonap.

Cette distribution pose un problème, celui de la similitude de la forme des Séchelles et de celle de Mayotte, cette dernière isolée dans une aire occupée par *maderaspatana* (Linné). Deux interprétations sont possibles :

ou bien - et l'on sait l'intensité de la navigation séchelloise et le caractère anthropophile des *Zosterops* Vigors et Horsfield le *semiflava* Newton a été introduit par l'homme à Mayotte et a varié depuis;

ou bien des individus de *Zosterops maderaspatana* (Linné) montrent une évolution parallèle mais indépendante sur ces deux îles. Ce qui, en termes de dérive génétique, n'est nullement inconcevable.

Mais l'essentiel de cet examen du cas des *Zosterops* réside dans la valeur très limitée qu'il faut accorder aux désignations taxonomiques, à défaut de vérification préalable. Chaque population insulaire a été dotée d'un nom, même si elle ne présente aucun caractère vraiment distinctif. Nous retrouvons ici l'une des exigences les plus fondées de JEANNEL, qui ne voulait utiliser comme matériel pour des travaux biogéographiques que des groupes revisés de façon approfondie.

Source : MNHN, Paris

Les facteurs de la spéciation à Madagascar

Le rôle du temps dans la spéciation

La spéciation n'est, bien entendu, pas un processus instantané et le temps intervient de façon décisive.

Cette intervention est triple :

D'une part, la durée absolue influe sur la spéciation et l'on peut tenter de mesurer la *rapidité de l'évolution*, de chercher le temps minimum nécessaire pour qu'une espèce se forme;

D'autre part, l'influence du temps est sensible indirectement à travers les fluctuations climatiques; une ancienneté suffisante, parce qu'elle recouvre une ou plusieurs phases pluviales ou displuviales, a permis aux espèces de subir d'amples changements écologiques.

Enfin l'on peut chercher à mesurer le temps d'isolement relatif en comparant divers degrés d'évolution.

Rapidité de l'évolution.

En se basant sur des exemples bien étudiés et en apparence indiscutables, ZIMMERMANN n'hésite pas (1) à indiquer que les endémiques connus de Henderson (groupe des Pitcairn) ont moins de deux mille ans, et que le complexe des *Hedylepta* Lederer (Lépidoptères), vivant sur Bananier aux Hawaï, s'est formé au cours des huit cents dernières années puisque les Bananiers y ont été introduits par l'homme, donc il y a moins de huit cents ans. Or, sur vingt-trois espèces d'*Hedylepta* Lederer des Hawaï, cinq sont strictement limitées aux bananiers.

Si nous admettons avec VIETIE que le Noctuide *Peridroma margaritosa*, qui a donné naissance à une espèce endémique sur Gough et Tristan d'Acunha, n'a pu parvenir sur ces îles que par un transport dû à l'action de l'homme, l'endémique local s'est formé depuis 1506, date de découverte de l'archipel, et peut-être même seulement depuis 1810, date de l'installation d'une colonie humaine permanente.

Ces deux exemples montrent la rapidité de la spéciation dans certains cas, que nous considérons bien volontiers comme particulièrement favorables.

La faune malgache nous montre un exemple encore plus frappant d'évolution accélérée, le cas de la Tenthrède *Athalia malagassa*, Sauss.

Il s'agit là du seul représentant malgache du genre *Athalia* Leach et il vit exclusivement sur les Crucifères cultivées introduites

(1) E.C. ZIMMERMANN Insects of Hawaï, Introduction, Honolulu, 1948.

Source : MNHN, Paris

(les Crucifères malgaches sont rarissimes). Or par sa morphologie comme par sa biologie *A. malagassa* Sauss. ne diffère qu'à peine de *A. colibri* Christ., espèce holarctique introduite, avec les radis ou les choux nourriciers, en Afrique du Sud. Nous devons donc admettre qu'*A. malagassa* Sauss. dérive de *A. colibri* Christ et que sa souche n'a pu être introduite que par les navigateurs européens.

Un autre bon exemple de rapidité d'évolution nous est donné par le Cécidomyide *Asphondylariæ* attaquant la Verbenacée *Stachytarphæta indica*. En effet, aux Antilles, zone d'origine de cette plante largement distribuée par l'homme, les hampes florales de *Stachytarphæta* sont attaquées par un Cécidomyide gallicole qui provoque une hyperplasie et la stérilité de la hampe. Une déformation semblable s'observe sur les *Stachytarphæta* de Madagascar dont l'introduction est nécessairement postérieure au XVIe siècle et dont l'extension rapide actuelle permet de supposer qu'elle est sans doute encore bien plus récente. Or le Cécidomyide responsable de ces galles à Madagascar est, d'après BARNES *in litt.*, spécifiquement distinct, bien que voisin, du Cécidomyide antillais, et constitue une espèce encore inédite. Que ce nouveau Cécidomyide dérive du Cécidomyide antillais qui aurait été introduit en même temps que sa plante hôte, ou qu'il se soit formé, par convergence, à partir d'un autre Cécidomyide malgache, dans les deux cas l'espèce actuelle s'est formée en moins de quatre cents ans.

A Rodriguez, le *Stachytarphæta* paraît, pour l'instant, ne pas être attaqué par un Cécidomyide.

Un troisième exemple d'évolution au niveau spécifique en quelques siècles nous est donné par un Anoploure décrit récemment sur le Zébu malgache. Il s'agit là d'un endémique caractérisé, or tout nous permet de supposer que le Zébu a été introduit à Madagascar il y a cinq ou six siècles. Tout au plus, pouvons-nous imaginer que ce Pou vivait sur un Bœuf qui aurait peut-être été introduit il y a quelque deux mille ans par une première immigration bantoue, Bœuf qui serait l'ancêtre des Baria actuels, et qu'il aurait passé sur le Zébu lors de son introduction. Cela ne donne de toute façon à cette espèce qu'un maximum de deux mille ans puisqu'elle est distincte des Poux connus d'Afrique et d'Asie, zones de départ possibles du bœuf malgache.

Les Oiseaux des Comores vont nous apporter encore un exemple analogue à celui des *Hedylepta* Lederer des Hawaï. Le Martinet des palmiers, *Cypsiurus parvus* présente une sous-espèce comorienne bien tranchée, *C. p. griveaudi* Benson. Or, ce Martinet est rigoureusement adapté aux Cocotiers dont son existence dépend, et tout

Source : MNHN, Paris

oblige à admettre que les Cocotiers n'ont été introduits aux Comores par les premiers colonisateurs, qu'il y a, environ, un millénaire. On retrouve ici les huit cents ans de ZIMMERMANN.

Une autre espèce encore est manifestement d'origine récente — bien que moins récente que les exemples donnés ci-dessus. Les galeries de refroidissement creusées dans la lave de la plaine des Cafres à la Réunion, dont on sait que les géologues considèrent la formation comme très récente, abritent un *Lobrathium* Muls. et Rey (*L. pauliani* Jarrige) qui, à l'état adulte et à l'état larvaire, présente tous les caractères d'un véritable cavernicole. Cette espèce semble dériver du *L. hamoni* Jarrige, qui vit au voisinage de la grotte, mais dans le domaine épigée. Il est vrai que cette dernière espèce annonce une évolution souterraine puisqu'elle est subaptère. *L. pauliani* Jarrige n'a pu se former qu'après le creusement de la caverne Bateau où elle vit.

Les quelques exemples qui précèdent n'ont d'autre intérêt que de montrer que la spéciation peut être un phénomène très rapide, presque à l'échelle humaine.

Le temps et les fluctuations climatiques

L'opposition entre la spéciation explosive de la faune malgache et, semble-t-il, de bien des faunes tropicales non africaines, et la spéciation limitée de la région holarctique, amène à se demander si les glaciations ne sont pas responsables de la pauvreté des faunes holarctiques. En somme, le temps écoulé depuis le retrait des glaces (quelques milliers d'années) n'aurait pas été suffisant pour permettre une active différenciation spécifique. Les exceptions, les groupes explosifs tels que les Staphylinides endogées de la bordure de la Méditerranée devraient leur richesse à ce qu'ils auraient échappé à l'effet des glaces grâce à une adaptation ou à une préadaptation écologique à des habitats protégés

La mesure du temps d'isolement

Nous entrons là dans le domaine de la pure hypothèse. Mais il est nécessaire de le faire.

Il existe certains genres comprenant à la fois, à Madagascar, des espèces à vaste distribution, des espèces africaines et des espèces endémiques.

Que pouvons-nous en apprendre ?

Nous n'utiliserons qu'un seul exemple, celui du genre *Onthophagus* Latr.

Source MNHN, Paris

Les six espèces malgaches se répartissent comme suit :

Onthophagus catta F., connu d'Afrique et d'Asie du Sud-Ouest, présent aux Comores, pas aux Mascareignes, existe dans tout Madagascar, jusque vers 1.600 mètres d'altitude.

Onthophagus depressus Har., connu d'Afrique Orientale, est localisé à une bande côtière au Sud-Ouest et atteint Tongobory à l'intérieur. A été signalé à Maurice.

Onthophagus hinnulus Klug, endémique, de la côte Est.

Onthophagus elegans Klug, endémique, de tout Madagascar sauf l'Extrême-Sud.

Onthophagus pipitzi Ancey, endémique, de tout Madagascar sauf l'Extrême-Sud.

Onthophagus delphinensis d'Orb , localisé à Fort-Dauphin.

Ces six espèces appartiennent à trois groupes dont les limites débordent largement la région malgache. Elles se distribuent comme suit :

O. depressus Har.;

O. hinnulus Klug;

O. catta F., *elegans* Klug, *pipitzi* Ancey et *delphinensis* d'Orb.

Les deux premiers groupes sont localisés à l'Afrique tropicale, le troisième a une plus vaste distribution, mais comprend une espèce très isolée, *catta* F. et trois espèces très proches et pouvant dériver d'un type unique.

En admettant que toutes ces espèces ont à peu près la même puissance d'expansion et de spéciation nous pouvons admettre :

Que *O. depressus* Har est d'arrivée très récente, et vient juste de s'indigéniser;

Que *O. catta* F., d'arrivée récente, a eu cependant le temps de s'étendre sur toute l'Ile, sans montrer de spéciation;

Que l'ancêtre d'*O. hinnulus* Klug, d'arrivée ancienne, a donné l'espèce endémique actuelle, mais sans foisonnement;

Que l'ancêtre des trois autres espèces, d'arrivée encore plus ancienne, a eu le temps de donner successivement *O. elegans* Klug et *O. pipitzi* Ancey qui ont couvert toute l'Ile, puis, plus récemment, *O delphinensis* d'Orb., encore localisé à une station très limitée.

Sur un plan beaucoup plus général, nous devons noter que dans les groupes où la spéciation est active, la variation des espèces est également très forte. Il s'agit alors de genres où il est possible de reconnaître des sous-genres, et d'espèces remarquables par l'abondance des aberrations, d'une part, des sous-espèces à caractère géographique de l'autre. Les Carabiques du groupe des *Anchomenini*, les Anophèles du sous-genre *Neomyzomyia* Théob., les Ténébrionides *Cnodalonini* nous en donnent de très nombreux exemples.

Source : MNHN, Paris

Soulignons que les variations en cause sont souvent importantes, ainsi celles qui portent sur l'armature pharyngée des Anophèles, et s'appliquent à des critères taxonomiquement significatifs. On est donc porté à considérer que ces groupes sont soumis à une spéciation actuelle, qui n'a pas encore atteint sa position d'équilibre. Ce caractère s'oppose à la stabilité des formes appartenant aux groupes non soumis à la spéciation et dont on peut admettre, soit qu'ils n'ont pas encore subi de phase de spéciation (cas des immigrants récents), soit qu'ils ont atteint à un équilibre paucispécifique (cas des paléoendémiques).

Les espèces sympatriques

Nous avons vu que, dans de nombreux groupes d'animaux de la faune malgache, l'on peut opposer deux types de spéciation, l'un sympatrique et l'autre géographique (1) : de plus la première paraît au moins aussi active que la seconde, sinon parfois plus active.

Des faits de spéciation sympatrique sont signalés de-ci de-là par les auteurs, le plus souvent incidemment. Ainsi Koch observe dans la zone désertique littorale de l'Angola la coexistence d'espèces d'*Adesmiini* très hautement spécialisées (remarquables, entre autres, par leur revêtement blanc);

Dans les dunes près de Porto Alexandre et de Baia dos Tigres : *Oximacris bicolor marshalli* Koch et *O. candidipennis* Brême.

Dans le désert de Porto Alexandre : *O. marginipennis nigropunctata* Koch, *O. candidipennis* Brême et *O. bicolor marshalli* Koch.

Il faut cependant faire quelques réserves sur cet exemple car la coexistence absolue de ces formes n'est pas parfaitement établie et, au Namib proche, nous avons pu constater que des *Lepidochora* Geb., en apparence sympatriques, étaient en réalité localisées à des niveaux dunaires différents, bien que très proches.

Un cas extrême nous est donné par les Bruyères du Cap dont une localité comme Sir Lowry's Pass peut renfermer jusqu'à cent cinquante types différents. Nous avons, ailleurs, attiré l'attention sur le polyspécifisme de certains genres à l'intérieur d'un milieu aussi spécialisé que celui offert par les nids et les colonnes d'*Anomma* Schuck. en Afrique tropicale. En région tropicale, d'autres exemples se trouveraient en Indonésie, en Amérique du

(1) Ceci ne saurait limiter les manifestations de la spéciation à Madagascar à ces deux seules alternatives, mais du moins sont-ce les seules qu'une étude de biogéographie est en mesure de reconnaître.

Source : MNHN, Paris

Sud, aux Nouvelles-Hébrides parmi les Curculionides Céleuthétides, etc.

Bien que moins fréquent chez les Oiseaux que chez les Insectes, les exemples d'espèces très proches, ou de sous-espèces, sympatriques, se rencontrent aussi parmi eux.

Le fait est très net aux Comores où BENSON et GRIVEAUD ont constaté la présence à Mohéli de *Nesillas typica* (Hartl.) et de *N. brevicaudata* (M.E. et Oust.), la première se retrouvant, seule, à Anjouan et la seconde, seule, à la Grande-Comore.

Il en va de même pour les *Microscelis* Gray avec, à Mohéli, *M. crassirostris moheliensis* Benson et *M. madagascariensis* (Müll.); à la Grande-Comore *M. parvirostris* (M.E. et Oust. et *M. madagascariensis* (Müll.).

Il semble que les cas d'espèces sympatriques aient été systématiquement éliminés, pour des raisons de principe, par la plupart des auteurs européens et américains : la théorie de la sélection naturelle n'admet pas, en effet, sous sa forme la plus simple, la coexistence de deux espèces étroitement affines : l'une des deux doit disparaître ou se voir reléguée dans un habitat particulier.

Cela va si loin que D. MATTHEWS (1) en fait un principe de critique stratigraphique : «We should not expect to find two or more closely related species living together at the same time, within the same area and with the same habits, causing their remains to be preserved in the same quarry.»

MAYR a une position encore plus catégorique.

Pourtant bien des naturalistes ont reconnu l'existence des espèces sympatriques et celles-ci sont, même en Europe, parfois, très nombreuses.

KONTAKANEN, étudiant la faune finnoise de Jassides et frappé par l'abondance des «sibling species» (quatre-vingts espèces sur deux cent vingt-six rentrent dans cette catégorie, formant des paires ou des groupes d'espèces) remarque que si 40 p. 100 de la faune est formé de sibling species «part of the sibling species are *very similar ecologically* (2)».

En réalité, la position des darwiniens opposés à l'existence d'une spéciation sympatrique a un caractère catégorique qui paraît dès l'abord un peu inquiétant; d'autre part, elle repose sur deux affirmations considérées comme parfaitement démontrées :

La sélection naturelle s'exerce nécessairement sur deux espèces sympatriques et entraîne l'élimination de la moins apte;

(1) *Bull. Geol. Soc. America*, XLI, 1930, p. 271-274
(2) *Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicæ Vanamo*, 7 (2), 1953, 100 106.

Source MNHN, Paris

La spéciation nécessite l'isolement (géographique ou écologique) des mutants pour que, apparus dans la descendance d'une espèce, ils aboutissent à la formation d'une nouvelle espèce.

Il n'y a pas lieu de revenir sur la valeur générale de ces affirmations, mais peut-être ne sont-elles pas pour autant constamment et toujours vérifiées.

W. Thorpe, en les discutant, obligeait Mayr à parler de microségrégation, notion bien entendu valable mais qui doit être limitée à l'échelle des espèces en cause (1) et qui ne doit pas se réduire à un artifice de discussion reportant la distinction au niveau du détail indiscernable.

Pour expliquer des cas apparemment indiscutables de spéciation sympatrique, d'autres auteurs ont eu recours aux phénomènes paléoclimatiques et paléogéographiques. Ils ont, en bref, admis que si deux espèces de même lignée coexistaient actuellement en un point donné, c'est que les hasards des déplacements sous l'action des changements anciens avaient rassemblé, en un même point, deux espèces dont la formation avait eu lieu en deux endroits différents. Telle espèce étant une relique glaciaire laissée en place, l'espèce voisine coexistante se serait formée à partir des individus de l'espèce relicte rejetés à la limite sud des glaciers; avec le recul des glaciers, la seconde est venue rejoindre la première et toutes deux coexistent pratiquement De légères différences dans les exigences écologiques permettraient aux deux espèces de coexister apparemment malgré la sélection naturelle.

Un bon exemple de ce système explicatif est fourni par l'interprétation de la répartition des espèces de Batraciens dans le sud-ouest de l'Australie.

Un autre excellent exemple de l'emploi des invasions successives nous est fourni par l'explication que donne Vinson du cas des *Nesosisyphus* Vinson de l'île Maurice (*Proc. R. Soc. Arts Sc. Mauritius,* I, 1951, p. 105-122, pl.). On sait qu'il s'agit là d'un genre endémique, localisé à Maurice, bien que proche d'un groupe asiatique, représenté par quatre espèces dont une aptère et à reliefs élytraux effacés, une microptère et deux normalement ailées.

Vinson, pour rendre compte de la coexistence à Maurice et de la localisation de ces quatre formes, suppose que l'espèce ancestrale, *N. vicinus* Vinson du grand plateau du sud-ouest de Maurice, a donné naissance sur le grand dôme effondré à *N. pygmæus*

(1) Le cas des espèces sympatriques de Corégones des lacs russes doit être considéré à part car les espèces sont caractérisées par des dates de maturité sexuelle différentes

Source : MNHN, Paris

Vinson, qui ne subsiste que sur un seul fragment de ce dôme. Des deux autres espèces, *N. rotundatus* Vinson (aptère et à reliefs effacés) représente une première invasion du versant sud de la chaîne de Moka; *N. regnardi* Alluaud (à ailes moins atrophiées) représenterait la seconde invasion de cette région.

Disons tout de suite que ce système, qui a permis de remarquables constructions, en particulier pour l'étude des conséquences des glaciations holarctiques, fait appel à des facteurs hors de proportion avec les points à expliquer. On retrouve ici la critique de base des théories wégenériennes telle qu'elle fut faite par J. Millot.

Une autre explication, très fréquemment invoquée — comme dans le cas des oiseaux comoriens cités plus haut — est que, pour sympatriques qu'elles soient, les espèces en cause diffèrent par des différences éthologiques suffisantes pour ne pas se concurrencer réellement. Un exemple extrême, fort ingénieux, de cette interprétation, nous est donné par Dranamraju (1) à propos de Papillons sympatriques. Il semble y avoir là un abus manifeste dans l'analyse, car nous ne pourrions admettre le rôle important de variations éthologiques, aussi faibles que celles qui sont invoquées, qu'après une étude précise qui n'a jamais été faite. Il semble que la satisfaction retirée de la découverte d'une variation éthologique ait masqué le fait que les espèces sont des entités complexes dont la survie, ou l'isolement, ne peut être assuré par le jeu d'un seul caractère minime, et qui n'est pas un déterminant absolu.

Aussi avant d'accepter les principes de Mayr est-il nécessaire de vérifier si aucun cas de spéciation sympatrique n'existe, et tous les cas signalés devront être étudiés très soigneusement, très sévèrement, afin de ne retenir que ceux qui s'avèrent certains.

Notons dès maintenant qu'une double réserve doit être faite : d'abord toutes les divisions taxonomiques sont des créations humaines, arbitraires, découpant des volumes définis dans le temps et dans la forme, alors que ces volumes appartiennent en réalité à une série continue, horizontalement et verticalement. Même l'espèce, pour être définie de façon absolue (par Mayr comme par Racovitza) «un ensemble de consanguins isolés», n'est en fait qu'une division arbitraire, car il est fort peu d'espèces qui puissent être soumises au critère génétique. L'interprétation des formes multiples et affines qui seraient sympatriques devra tenir compte du plus ou moins grand isolement morphologique séparant ces

(1) K.R. Dranamraju. — Selective visits of Butterflies to flowers : a possible factor in Sympatric Speciation. — *Nature*, Londres, 186, 1960, p. 178

Source : MNHN, Paris

formes, et ne devra pas confondre la coexistence des formes d'espèces polymorphes et celle d'espèces différentes. Pour être évidente, cette remarque n'en est pas moins très importante car elle limite l'appellation de formes sympatriques à celles appartenant à des groupes dont la systématique et la variabilité ont été bien étudiées.

La deuxième réserve porte sur le rôle de la sélection naturelle. On suppose que, dans les conditions normales générales, la sélection naturelle élimine les doublets peu aptes et conserve les plus aptes. Même en acceptant cette affirmation sans réserve — et elle est fort discutable — elle n'entraîne pas la non coexistence de deux formes sympatriques, et ceci pour deux raisons :

a. Il est concevable que dans certaines conditions exceptionnelles la sélection naturelle ne joue pas, au moins pendant une période donnée. C'est ce que des auteurs, pourtant darwiniens, BENSON, IRWIN et WHITE n'hésitent pas à exprimer à propos de l'avifaune rhodésienne : «The general low density of birds in *Brachystegia* woodlands in particular, may well bring about conditions conductive to closely allied species breeding in the same general habitat, without any interspecific competition taking place, or at least reaching the stage when one or the other form will be adversely affected» ;

b. Lorsqu'elle joue, la sélection naturelle n'a pas une action instantanée. L'élimination du moins apte des doublets n'aura lieu qu'après de nombreuses générations. Or, la formation de nouvelles entités taxonomiques est un phénomène continu. Rien n'empêche par suite, en accordant sa pleine valeur à la sélection naturelle, qu'à un moment donné deux espèces affines coexistent, quitte à ce que l'une d'entre elles soit, dans l'avenir, condamnée. Cette notion est particulièrement applicable dans les formations en climax des pays tropicaux où l'extraordinaire spectre d'espèces coexistant (pas nécessairement d'espèces affines) n'a certainement pas la stabilité du spectre appauvri par le climat actuel, le paléoclimat et l'action de l'homme, des pays tempérés, et cela contrairement, nous l'avons dit, à l'opinion d'ELTON.

Il s'ensuit que l'existence d'espèces affines sympatriques ne contrevient pas à l'action de la sélection naturelle si nous n'oublions pas le caractère momentané de nos observations, opposé au caractère permanent de la sélection naturelle. La relative fréquence du sympatrisme en région tropicale (ou du moins dans certaines régions) ne permet pas d'autre part de retenir l'explication fournie par les invasions successives, et il nous faut réexaminer le problème.

Source : MNHN, Paris

Celui-ci présente en somme deux aspects :

D'une part, le sympatrisme existe;

D'autre part, il est plus fréquent en régions tropicales ou australes que dans la zone holarctique où, au contraire, sévit la spéciation géographique. Celle-ci se retrouve en région tropicale mais, sauf en zone montagneuse, est relativement peu marquée et paraît sous la stricte dépendance du climat.

Peut-être au fond est-il aisé d'admettre la coexistence — à un moment donné — d'espèces affines et de même origine. Il suffit, nous l'avons dit, de penser en termes même d'évolution et de ne considérer cette coexistence que comme momentanée. Lorsqu'une espèce passe par une crise de mutations explosives (1), si les diverses mutations se présentent avec une fréquence suffisante et si elles s'accompagnent — ce qui, nous le savons, se produit parfois — d'une relative incompatibilité sexuelle, ces diverses mutations pourront se maintenir un certain temps, avant que la sélection naturelle ne puisse provoquer l'élimination des moins aptes. Et si les espèces sont à l'abri au moins relatif de la sélection naturelle (cas des îles, des zones refuges ou des milieux clos comme le sont les colonnes d'*Anomma* Schuck, les nids de *Ploceini*, etc.), rien ne s'oppose au maintien prolongé, côte à côte, d'espèces étroitement affines.

Dans le premier cas, nous assisterons simplement à un moment de l'évolution du groupe; dans le second à une situation stabilisée et peut-être durable.

Et si nous admettons — contre les tenants du darwinisme extrême — que les diverses mutations de couleur ou de sculpture d'un Insecte, si elles ne s'accompagnent pas de variations physiologiques, *peuvent* fort bien après tout être, parfois, totalement *indifférentes* dans la lutte pour la vie, rien ne nous permet, même dans le premier cas, de ne pas penser que ces formes peuvent se stabiliser aussi.

Une observation inédite de G. W. Reynolds sur *Aloe chabaudi* Schonl. vient renforcer cette manière de voir. Cette grande espèce, très visible, est largement répandue en Afrique tropicale au sud du Sahara en une forme parfaitement définie et constante. Pourtant dans le sud du Nyassaland, exactement dans le district de Chola, l'espèce est extraordinairement instable et donne naissance à toute une série de variations différant profondément par la couleur des fleurs et l'aspect des feuilles. Ces formes secondaires sont stables (certaines transportées à Madagascar ont gardé leurs caractères) et

(1) Explosif n'implique pas simultanéité mais succession très rapide.

Source : MNHN, Paris

bien séparées les unes des autres. Ainsi apparaît l'idée de mutations multiples se manifestant en un point seulement de l'aire d'une espèce, et *pas* à la limite ou à la périphérie de son aire.

Peut-être cette localité favorisée a-t-elle des propriétés particulières, peut-être aussi est-elle seulement le fait du hasard, c'est ce que des recherches futures devront montrer. Mais l'exemple d'*A. chabaudi* Schonl. établit, en tous cas, que la spéciation ne dépend pas nécessairement d'une zone à variations climatiques, édaphiques ou écologiques appréciables.

Bien des exemples de zones à spéciation privilégiée sont connus : Jeannel a insisté sur le cas du cratère de l'Elgon. A Madagascar le cirque Boby et le Marojejy ont joué ce rôle pour les *Neseremnus* Marsh., le Tsaratanàna pour les *Neocolpodes* Jeann., la Montagne d'Ambre pour les *Nematopeza* Chaud.

Rien n'explique l'existence de ces zones, si ce n'est sans doute la rencontre, dans le temps, d'un moment favorable à la variation d'une espèce et de l'existence d'une place vide.

D'autre part, nous avons indiqué que le sympatrisme *semble* plus répandu hors des zones holarctiques. N'y a-t-il pas à cela des explications possibles. Ne peut-on croire que le sympatrisme, manifestation en somme d'une période d'intense mutation d'une espèce, a particulièrement de chances de se manifester dans un milieu stable, non affecté par les destructions glaciaires, et d'autre part dans un milieu où la faible pression de la sélection naturelle permettra la survie prolongée de mutations même faiblement désavantagées. Ceci ne s'applique-t-il pas aux îles, aux zones de refuges qui, par définition puisqu'elles ont permis la survie d'espèces détruites partout ailleurs, doivent montrer une faible pression sélective, et aux zones intertropicales où les variations climatiques n'ont pas eu le caractère dramatique des variations européennes. Les découvertes d'Insectes fossiles miocènes en Afrique Orientale par le Dr Leakey et ses collaborateurs ont bien montré l'extrême stabilité de cette faune jusqu'à nos jours. Au sympatrisme de ces zones, symbole en somme de leur stabilité relative, s'oppose la spéciation géographique des zones où une recolonisation a dû se produire après destruction de la faune initiale et où des reliques ont pu se maintenir dans des stations isolées, à condition d'avoir subi des variations physiologiques qui leur ont assuré une meilleure adaptation aux nouvelles conditions climatiques. On pourrait presque penser que la spéciation géographique est, soit l'inscription dans le contexte héréditaire de données climatiques, ou écologiques, très

Source MNHN, Paris

précises (les variations altitudinales ou latitudinales régulières, les clines de HUXLEY), soit la nécessaire rançon de la néocolonisation de zones évacuées ou jamais occupées précédemment.

On retrouvera dans le monde entier des spéciations du premier type (rappelons les variations parallèles de sculpture de *Timarcha* Latr. et de *Chrysomela* L. que nous avons mis en évidence d'Est en Ouest dans les zones de haute montagne du Grand Atlas; bien d'autres exemples classiques sont connus).

A Madagascar même, deux genres de Piérides : *Belenois* Huebn. et *Mylothris* Huebn. donnent naissance à des formes jaunes sympatriques au Tsaratanàna; deux autres genres, de Nymphalides, *Cymothoe* Huebn. (*C. lambertoni lux* Lecerf) et *Neptis* F. (*N. decaryi* Lecerf) ont des formes jaunes à Midongy-du-Sud.

De même JEANNEL souligne l'identique revêtement de pubescence blanche d'espèces de Pogonostomes sans proche parenté, vivant dans les forêts des pays calcaires de l'Ouest; l'identique teinte cuivreuse éclatante d'espèces de Pogonostomes du Sambirano; l'étroite analogie superficielle existant entre *Pogonostoma septentrionale* Fleut. et *P. lævigatum* W. Horn de Vohémar, alors que ces deux espèces ne sont pas placées dans le même sous-genre.

Les spéciations du second type seront propres aux zones ayant subi des glaciations importantes ou de profondes modifications climatiques.

Une exception est offerte par certains déserts, tels le Namib, dont la stabilité a été considérable (certains auteurs parlent de cent millions d'années) mais où la coexistence d'espèces sympatriques paraît l'exception, la spéciation géographico-écologique étant au contraire la règle la plus absolue. Des vicariants apparaissent tous les quelques kilomètres aussi bien du Nord au Sud que de l'Est à l'Ouest. Dans certains cas (*Lepidochora* Geb.) cinq espèces ont été récoltées sur la même dune, mais à des niveaux un peu différents ou avec des expositions différentes. Nous avons personnellement pu distinguer dans les dunes de Gobabeb la répartition de *Lepidochora kahani* Koch strictement localisé au plus haut des dunes, de celle de *L. porti* Koch, espèce très proche, localisée au pied des dunes. Une espèce inédite du même genre occupe les hautes parois verticales de ces mêmes dunes, au-dessous de *L. kahani* Koch, mais elle est bien distincte des deux précédentes, quoique congénérique.

Mais les conditions exceptionnelles de ces déserts peuvent suffire à expliquer cette anomalie. Nous sommes là à la limite du vivable et seuls des types étroitement adaptés peuvent y survivre.

Il est important de souligner que lorsque plusieurs espèces sympatriques coexistent (cas des *Neocolpodes* Jeann.), la courbe de

Source MNHN, Paris

fréquence relative des diverses espèces a exactement le tracé de la courbe nombre de genres, nombre d'espèces, qui est à la base de l'indice de diversité. Il s'ensuit que la population d'espèces sympatriques de *Neocolpodes* Jeann. est dans le même état d'équilibre que la faune totale des Carabiques de Madagascar. Si les espèces sont nombreuses, fort peu d'entre elles sont abondamment représentées. Il en va de même pour les dorylophiles africains ou pour les Clavigérides des nids de *Crematogaster* Lund (1).

Nous venons de rappeler que l'on admet généralement, et nous l'avons fait ici, que la pression de sélection est plus faible dans les îles que dans les masses continentales. Cela ne veut pas nécessairement dire, comme on l'a cru, que les niches y soient moins complètement occupées, mais peut-être, au contraire, qu'il y existe moins de prédateurs ou de parasites non spécialisés, ce qui permet l'occupation de niches plus fragiles, plus incertaines, mais débarrassées de la concurrence de polyphages qui font sentir leur influence sur plusieurs niches par ailleurs indépendantes.

Certains auteurs, tel F. Bernard, ont cru pouvoir attribuer une pression de sélection considérable à certains habitats insulaires. Ils n'envisageaient là que des cas particuliers et en somme extrêmes. Tout porte à considérer que, dans la région malgache, l'une des caractéristiques générales est justement la faible valeur de la concurrence.

Nous pouvons tirer argument ici du très faible développement du mimétisme dans la faune locale, quand on la compare aux faunes sudaméricaines ou même africaines.

Bien entendu, l'homochromie et l'homotypie sont représentées, mais jamais avec l'intensité qu'on leur connaît en d'autres régions tropicales. Et nous savons que l'exemple classique de l'homotypie qu'offre le *Lithinus nigrocristatus* Coq., qu'un commerçant sans scrupule vendait sur une touffe de Lichens, est absolument fausse. Le *Lithinus* Klug fréquente des Phanérogames verts et ne se pose pas sur Lichen.

Plusieurs Tipulides montrent des bandes blanches sur les pattes qui forment, lorsque, troublés, ils sont agités de vibrations rapides, des dessins interrompus (disruptive patterns des Anglais) comme nous l'avons signalé en 1947 pour des Tipulides de Côte-d'Ivoire. Le grand développement des Emésines montre peut-être aussi l'intérêt de l'homotypie.

(1) Les *Neocolpodes* sympatriques fourniraient ainsi un excellent matériel pour l'étude statistique de l'intensité de la sélection naturelle pour un caractère donné, selon le concept de Haldane (The measurement of natural selection. — *Caryologia*, 1955, suppl., p. 480-487).

Source : MNHN, Paris

Enfin l'un des plus beaux exemples d'homotypie connu est celui des Mantides du genre *Brancsikia* Sauss. et Zehntn. (fig 117); à vrai dire il s'agit plus là d'hypertélie que d'homotypie, ainsi que l'établit le dimorphisme des ♂ s'opposant à l'homogénéité des ♀ des deux espèces connues. D'autre part l'homotypie est fréquente chez les Mantides et, malgré son caractère extrême, celle des *Brancsikia* Sauss. et Zehntn ne l'emporte pas sur celle d'espèces indo-malaises.

Fig. 117 *Brancsikia freyi* Saussure et Zehntner, ♀ et larve

En ce qui concerne le mimétisme véritable, il est remarquable que le *Papilio dardanus meriones* Feld., endémique malgache, seule parmi les formes de cette espèce qui fournit l'un des meilleurs exemples de mimétisme en Afrique continentale, ne montre pas de polymorphisme avec copie d'espèces aposématiques; que si la forme *inaria* Cram. d'*Hypolimnas misippus* L. s'observe, son «modèle» *Danaida dorippus* Kl soit absent. De leur côté les Acréides locaux n'ont pas de copies.

Nous devons cependant citer le cas des Pyralides des genres *Trigonuncus* Amsel et *Syngamia* Guénée qui miment les Amatides du genre *Dysauxes* Huebn., ce qui montre que les Lépidoptères malgaches offrent de bons exemples de mimes.

Source : MNHN, Paris

Les cas de mimétisme batesien les plus nets que nous puissions évoquer sont fournis par des Arthropodes mimant des Fourmis. Ces cas s'observent parmi les Coléoptères (Clérides, Cérambycides : *Myrmecoclytus* Fairm.), parmi les Hémiptères, surtout Mirides, et chez les Arachnides *Myrmarachne* M.L. Ils ne sont, à vrai dire, pas très nombreux et ont été observés, pour les mêmes groupes, en d'autres régions du globe, de telle sorte que l'on peut douter de leur valeur mimétique.

Plusieurs Cérambycidens imitent des Vespides, comme le font des espèces européennes et brésiliennes. Deux espèces d'*Hyperechia* Schiner (Asilides) miment les Xylocopes, et un Tabanide indéterminé, apparemment très rare, est un excellent copiste d'un *Sphex* L. Le Phasiine, *Deuterochlara regalis* Vill., à brillante coloration, mime les *Amatidæ*.

Citons aussi ici la chenille indéterminée dont les soies palmées miment un groupe de *Belonogaster* Sauss. (MILLOT, 1946).

Mais, statistiquement, les cas de mimétisme batesien sont rares, comme ceux de mimétisme müllerien, et cette rareté même, pour une zone tropicale stabilisée au moins depuis le début du tertiaire, constitue une très forte présomption de l'absence relative de pression de sélection, si l'on suit la thèse darwinienne.

Spéciation et formation de la faune malgache

Dans quelle mesure les phénomènes de spéciation, soit-elle simple, ou ordonnée, ou explosive, suffisent-ils à rendre compte de l'ampleur des faunes actuelles. Devons-nous admettre, dans le cas qui nous occupe, que chaque sous-genre, chaque genre, voire chaque tribu ou chaque sous-famille, de la faune malgache dérive d'une seule espèce, initialement introduite.

Les entomologistes des îles Hawaï sont parvenus, nous l'avons dit, par l'analyse de la faune de l'archipel, à démontrer l'origine monophylétique de la plupart des groupes hawaïens. L'état de connaissance de la faune malgache et son incomparable richesse ne permettent pas de procéder à une telle étude pour l'ensemble des groupes. Cependant, à la suite de K. GÜNTHER, qui l'a tenté pour les *Tetrigidæ*, nous allons essayer d'examiner la signification de la structure de quelques groupes malgaches types.

1. *Tetrigidæ*. — La faune malgache comprend quarante-quatre espèces dont quarante deux endémiques, réparties en vingt-cinq genres, dont dix-neuf endémiques.

Des six genres non endémiques, cinq sont répandus autour de l'océan Indien et leur présence à Madagascar (il s'agit dans quatre

Source : MNHN, Paris

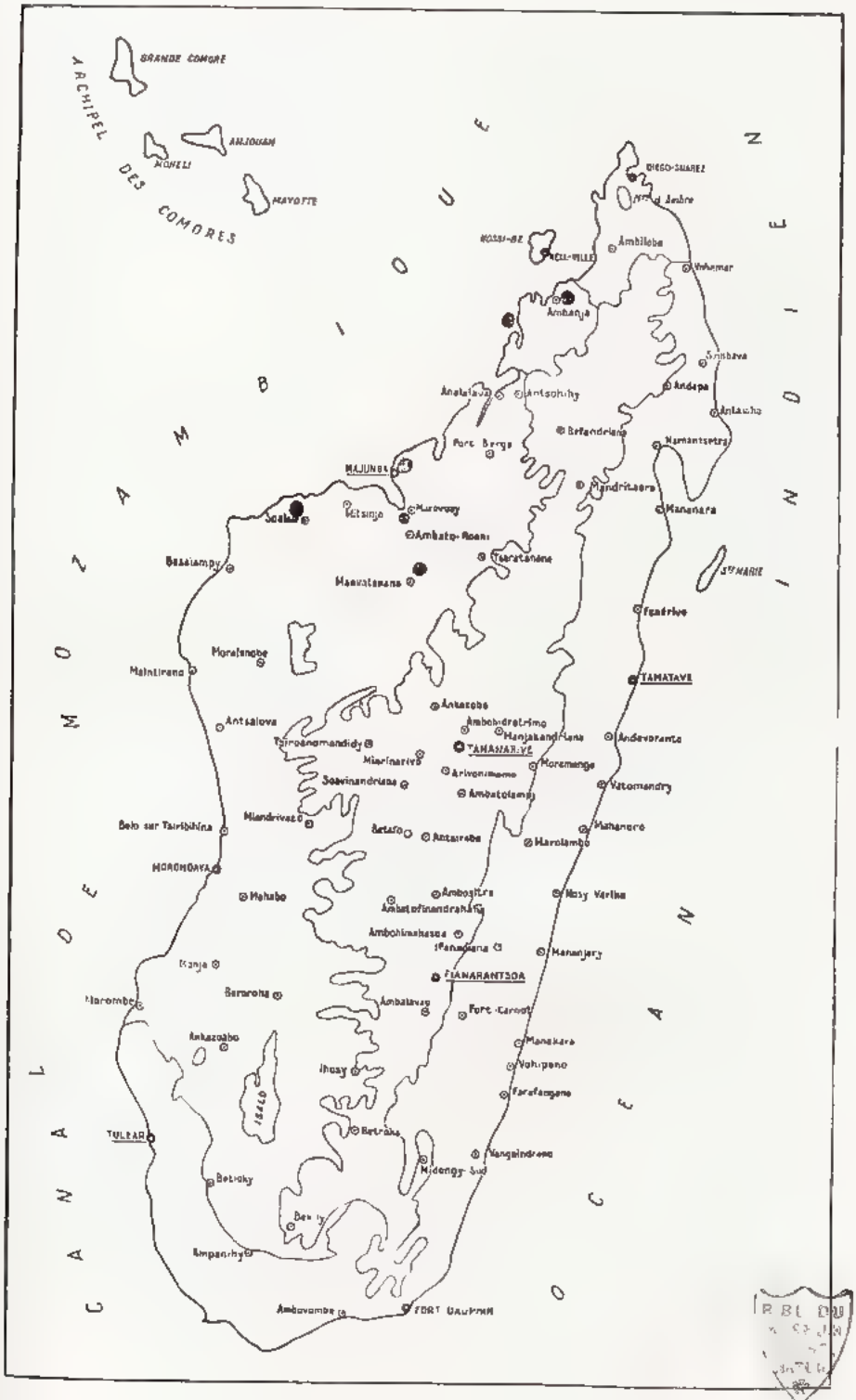


Fig. 118. — Distribution d'*Oryctes gigas* Cast.

Source : MNHN, Paris

cas au moins — le dernier, *Amphinotus* Hanc. étant sans doute polyphylétique et pas naturel de genres récents s'explique par des arrivées individuelles accidentelles Ces genres qui ne paraissent pas étroitement apparentés ne sont représentés chacun, sauf *Amphinotus* Hanc qui comprend deux espèces, que par une seule espece Le sixième genre non endémique n'est connu que des Comores et des Séchelles et peut par conséquent entrer dans le groupe des endémiques ayant secondairement débordé sur les archipels voisins.

Aux formes récentes s'opposent donc vingt-six genres constituant ce que Günther appelle une «couche ancienne, au moins du début du Tertiaire». C'est cet ensemble de vingt-six genres qui constitue l'élément proprement malgache.

Il est possible de le dissocier. On y reconnaît .

a. Un genre isolé, *Pseudosystoloderus* Gthr., d'affinités ouest-africaines;

b. Dix-sept genres dont les affinités sont orientales, au vrai, plus indo-australiennes qu'indiennes. Rehn, en 1929 et 1937, avait déjà proposé de regrouper ces genres en huit séries. Gunther va plus loin et considère que les cinq premières séries de Rehn sont plus affines entre elles que d'aucun des autres genres connus de *Tetrigidæ* Les douze genres ainsi réunis possèdent en commun un sinus élytral aplati, presque effacé sur les côtés du pronotum, la base des élytres est presque entièrement étranglée par la très large section dorsale des métépimères. Ils montrent d'étonnantes convergences avec des genres totalement indépendants, caractère typique de la faune malgache. Il est plausible de considérer ce groupe comme monophylétique, et dérivant d'un unique ancêtre malgache.

Trois autres groupes peuvent être reconnus, ayant respectivement un, un et deux genres Mais il n'est pas exclu que, de ces trois groupes, un seul, formé par le genre *Thymochares* Rehn, soit réellement indépendant Le groupe de *Thymochares* Rehn est d'affinités indo-séchelloises et les trois autres groupes sont d'affinités indonésiennes et néoguinéennes.

Ainsi les quarante-quatre espèces malgaches ne dériveraient que de neuf ou onze espèces initiales De celles-ci, trois ou cinq seraient anciennement en place, et six seraient d'arrivée récente. L'importance de l'élément «oriental» se trouve du même coup grandement réduite puisque les dix-neuf espèces du fond ancien à affinités orientales se rattachent en fait à quatre, ou peut-être même seulement à deux espèces initiales.

2. *Canthonini*. — La faune malgache comprend quatre-vingt-douze espèces de Coléoptères Canthonides, tous endémiques,

Source MNHN, Paris

répartis en six genres endémiques. Ces espèces se groupent comme suit :

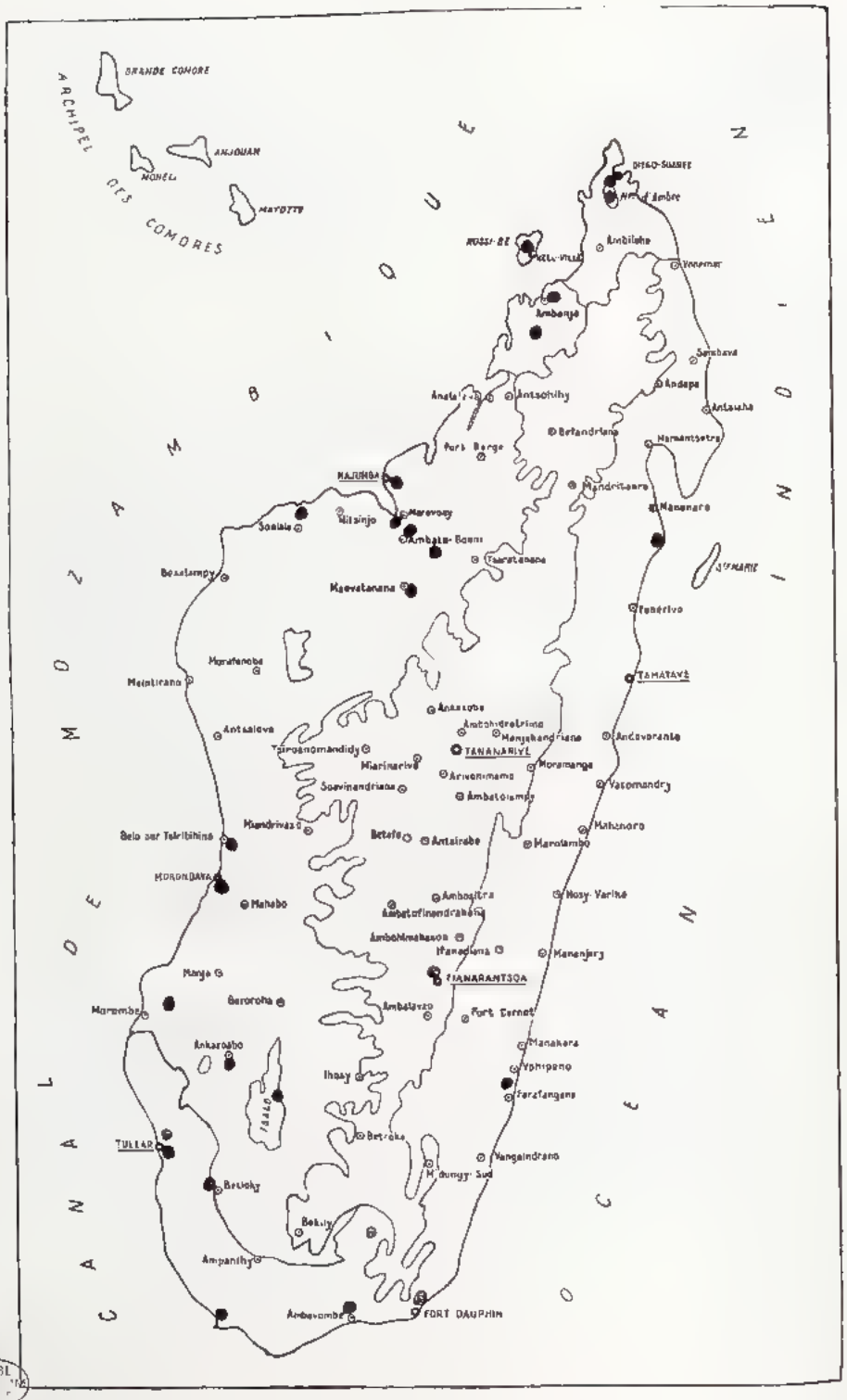
Un genre à une espèce;
Un genre à six espèces;
Un genre à sept espèces;
Un genre à huit espèces en deux sous-genres;
Un genre à seize espèces;
Un genre à cinquante-trois espèces, réparties en deux sous-genres dont l'un à son tour se divise en six groupes.

Au premier abord l'ensemble est très hétérogène. A y regarder de plus près la totalité des formes malgaches se rattachent au type des Canthonides les plus primitifs, mais est caractérisé par l'absence d'une dent à la base des griffes, caractère qui se retrouve chez des genres australiens. Les différents genres sont distincts l'un de l'autre, d'abord par le développement plus ou moins grand des faux épipleures, les genres ayant six ou sept stries visibles sur le disque et le huitième interstrie visible ou invisible d'au-dessus; la pilosité des élytres; la présence de cavités sous les angles antérieurs du pronotum. A l'intérieur du genre *Arachnodes* Westw., qui groupe le plus grand nombre d'espèces, les coupes sont basées sur des types différents d'évolution des paramères. Tous ces caractères se retrouvent diversement associés dans d'autres genres de la même sous-famille, en Afrique ou en Australie, mais ils ont été obtenus par des évolutions nettement indépendantes. Il en va de même des variants sexuels qui, chez les *Arachnodes* Westw. et les *Sphærocanthon* Olsouf., portent sur l'apex des tibias antérieurs, comme chez les *Saphobius* Sharp, néozélandais, et certains genres américains. Aucun caractère phylogénétique important ne sépare en somme ces genres — ou leurs espèces constituantes — les uns des autres. Rien n'interdit de les faire tous dériver d'un ancêtre unique, à élytres pileux, à huitième interstrie visible d'au-dessus, paramères symétriques et simples, variants sexuels portés sur les tibias antérieurs, pronotum simple en dessous, qui serait très proche d'un *Saphobius* Sharp, néozélandais, actuel.

Par la suite, comme les *Tetrigidæ* ou les Lémuriens, les descendants de cette unique espèce, en se diversifiant dans une place vide, auraient acquis des types divers, mimant en quelque sorte les formes génériques réalisées ailleurs.

Cette diversification et la convergence avec d'autres formes sont particulièrement remarquables dans un autre genre de Scarabéides, le genre *Helictopleurus* d'Orb., proche des Canthonides et où, bien

Source MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM

Fig. 119. Distribution d'*Oryctes boas F.*

Source : MNHN, Paris

qu'appartenant à un seul genre, les espèces imitent de façon frappante les *Onthophagus* Latr., *Oniticellus* Serv., *Diastellopalpus* Lansb. et *Proagoderus* Lansb. africains.

3. *Lémuriens.* — A première vue, les Lémuriens malgaches paraissent former un nombre considérable de groupes sans aucune proche parenté entre eux. Des *Microcebus* Geoffr., de la taille d'un petit rat, au *Megaladapis* F. Major, subfossile égal à un gorille, du *Daubentonia*, aux traits de rongeur, à l'*Indris* Cuv., presque anthropoïde, les différences paraissent énormes.

Pourtant plusieurs auteurs récents ont été jusqu'à regrouper tous les Lémuriens malgaches en une seule famille et la formule de Hill, pour être plus nuancée, n'en souligne pas moins les étroites affinités existant entre familles.

Le groupe le plus isolé, celui des Daubentonidés, pour lequel on avait été jusqu'à créer un sous-ordre spécial, ne semble former qu'au plus une famille qui se détache d'un type proto-indrisoïde. Comme les *Indrisidæ* eux-mêmes n'apparaissent qu'à partir du pleistocène, et que *Indrisidæ* et *Daubentoniidæ* ne sont connus que de Madagascar, l'origine commune aux deux familles ne remonte pas nécessairement très loin et peut être malgache.

La famille fossile des *Megaladapidæ* F. Major (du pléistocène) ne paraît de son côté représenter qu'un stade d'évolution extrême, en partie régressive, des *Lemuridæ*, et sa parenté avec les *Lepilemur* I. Geoffr. et les *Cheirogaleinæ* est très grande; enfin elle présente des traits communs avec les *Adapidæ* du tertiaire.

Les deux autres familles malgaches : *Lemuridæ* et *Indrisidæ* ne sont connues que de Madagascar et ne remontent pas au-delà du pleistocène. D'autre part, elles ne diffèrent guère que par la réduction de la dentition des *Indrisidæ* et par la présence de vibrisses carpiennes des *Lemuridæ*.

On peut alors rattacher le groupe entier à un ancêtre commun unique, de type adapien, qui aurait pu parvenir à Madagascar vers la fin du tertiaire et qui aurait donné naissance à quatre rameaux dont deux *Indrisidæ* et *Lemuridæ* auraient présenté une remarquable multiplication à l'époque actuelle.

Ces quelques exemples montrent à quel petit nombre de types initiaux il est possible de ramener la riche faune d'une île comme Madagascar. Mais l'ampleur des lacunes de cette faune (cf. p. 307) suffit à vérifier une fois de plus que le foisonnement d'espèces dans les îles, quelle que soit son importance, ne parvient pas à compenser les absences et que celles-ci persistent malgré tout.

Source : MNHN, Paris

QUATRIEME PARTIE

L'ENVIRONNEMENT INSULAIRE DE MADAGASCAR ET LE PEUPLEMENT DES ILES OCEANIQUES

CHAPITRE I

L'ENVIRONNEMENT INSULAIRE DE MADAGASCAR

Nous avons indiqué (p. 11) que Madagascar se situait au cœur d'une vaste zone semée d'îles ou d'archipels et qui fait figure d'entité géographique : l'océan Indien Occidental. Nous avons montré aussi que cette zone n'avait aucune unité biologique. Il n'est pourtant pas possible d'étudier la faune malgache sans tenter de rechercher les interrelations existant entre la Grande Ile et son environnement insulaire et d'opposer les traits communs à l'ensemble des îles et leurs particularités individuelles.

Rappelons, d'abord, que les îles et archipels entourant Madagascar comprennent :

a Des îles ou des îlots satellites, situés au plus à quelques milles des côtes de l'île principale, les uns d'origine corallienne (de Nosy Vorona au large d'Anakao, aux Barren, aux Radama à l'Ouest, et aux îlots au sud de Tamatave à l'Est, pour n'en citer que quelques-unes), les autres volcaniques ou granito-gneissiques (Nosy Bé, Nosy Komba et les îles de la baie d'Ampasindava, Nosy Mitsio plus au Nord, Nosy Mangabe dans la baie de Maroantsetra, l'île Sainte-Marie). Toutes ces îles ont des faunes très inégalement riches, mais directement dérivées de celle de Madagascar; l'endémisme au moins spécifique y est cependant souvent développé et même de minimes îlots peuvent abriter des séries d'espèces congénériques endémiques (ainsi Nosy Vorona et ses espèces de Monommides). Il n'est pas possible de séparer ces terres de Madagascar même, et nous les avons toujours considérées comme faisant partie de la Grande Terre. Aucune d'entre elles n'a, d'autre part, été l'objet d'une collecte intensive, aussi n'en parlerons-nous plus dans ce qui suit;

b. Une série d'atolls situés à quelques centaines de kilomètres de la côte malgache, comprenant du Sud au Nord puis au Sud Est, l'île Europa, l'île Juan de Nova (celle-ci encore insuffisamment étudiée), les Glorieuses et l'île Tromelin;

Source : MNHN, Paris

c. Deux groupes d'îles volcaniques situés de part et d'autre de Madagascar, les Comores au Nord-Ouest et les Mascareignes au Sud-Ouest; ces îles ayant elles mêmes un cortège d'îlots secondaires, tantôt volcaniques (les îles du nord de Maurice), tantôt coralliennes (les îles de l'ouest de Rodriguez);

d. Un semis d'archipels coralliens plus éloignés : Aldabra, les Amirantes, les Farquhar, les Chagos;

e. Enfin, tout au Nord, un groupe d'îles faisant partie du socle ancien, à relief très accentué, les Séchelles.

Cet ensemble possède en commun les grands traits généraux du climat, la direction des vents et des courants, et présente donc une certaine homogénéité d'habitat, qui en favorise certainement le peuplement et en rend l'analyse plus aisée.

L'importance, dans les phénomènes de peuplement, de l'uniformité écologique des zones étudiées, est très grande. Nous pouvons, pour en donner une nouvelle preuve, prendre quelques exemples dans l'habitat altimontin. Au Mont Cameroun nous avions été frappés, dès 1939, de la pauvreté des étages situés au dessus de 2.800 mètres, pauvreté qui contraste avec la richesse extrême des étages inférieurs du même massif, et la richesse des sommets sensiblement contemporains, et encore plus élevés, des massifs montagneux d'Afrique Orientale. A la Réunion, le Piton des Neiges, au-dessus de 2.000 mètres, se révèle d'une extrême pauvreté. Aux Comores, la lisière supérieure de la forêt et les Bruyères du Karthala sont presque azoïques.

Puisque ces milieux altimontins ont une riche faune à Madagascar ou en Afrique Orientale, leur pauvreté, dans les exemples choisis, ne tient pas à l'absence de biotopes favorables en haute montagne, elle ne peut s'expliquer que par les difficultés pratiques du peuplement, en l'absence de hauts massifs voisins, et à ce que la pénétration dans les étages supérieurs des espèces de moindre altitude peut avoir de malaisé.

Dans le cas de la Réunion et des Comores, cette difficulté est encore accrue par le caractère pauvre et faiblement expansif de la faune générale de ces îles, caractère qui se retrouve dans la plupart des petites îles.

Mais si l'analogie générale des milieux offerts par les îles de l'océan Indien Occidental est favorable à leur peuplement, il s'en faut de beaucoup que celui-ci soit homogène.

Nous allons examiner d'abord les traits du peuplement des îles coralliennes (les groupes *b* et *d* cités plus haut) de la région

Surface Et tout d'abord existe-t il une relation entre la surface de ces îles et le nombre d'espèces qu'elles abritent. Plusieurs

Source : MNHN, Paris

auteurs ont déjà admis l'existence de telles relations en d'autres régions; certains ont même cru pouvoir rattacher cette relation à une théorie mathématique de la diversité spécifique.

NILRING (1) affirme ainsi que pour les atolls d'un archipel Pacifique, le nombre d'espèces végétales varie en fonction du logarithme de la surface. Cette variation se traduirait, pour les surfaces inférieures à 3,5 ares, par une droite horizontale (autrement dit le nombre d'espèces végétales serait constant); elle s'inscrirait par une droite très relevée, au moins à 45 p 100, pour les surfaces supérieures.

LA GRECA et SACCHI (2), pour les «petites îles» méditerranéennes, admettent l'existence d'une relation lâche entre la surface des îles, le nombre d'espèces qui les peuplent, et même, pour les espèces de grandes dimensions qui y vivent, le nombre d'individus; ce dernier trait se rattachant aux observations plus générales de KRUMBIEGEL sur les Mammifères.

Le caractère vague de la relation invoquée par les auteurs italiens tient avant tout à la moindre homogénéité des milieux qu'ils étudient, hétérogénéité qui s'oppose à l'unité des atolls.

En examinant les atolls de notre dition, nous obtenons le tableau suivant :

Iles	Surface en km² (1)	N. d'espèces d'insectes	Observations
Aldabra	106	319	
Cœuvy	17	78	
Amirantes	12	98	Mais il s'agit là d'un archipel, donc d'un milieu très diversifié, et situé très près des Séchelles.
Farquhar	7	68	
Europa	7	62	
Assomption	6,8	65	
Cosmoledo	3,4	37	
Astove	2,5	27	
Tromelin	1	28	

(1) Les surfaces ont été calculées approximativement, en planimétrant les cartes publiées par la Percy Sladen Trust Expedition. Il ne s'agit, dans tous les cas, que de surfaces dont l'exemple d'Aldabra nous apprend qu'elles peuvent varier rapidement sous l'effet de l'érosion marine, et qu'elles, toutes, sont sans cesse, en voie de réduction.

(1) NILRING, W.A. — Bioecology of Kapingamarangi Atoll. — *Atoll Res. Bull.*, 49, 1956.

(2) LA GRECA M. et SACCHI, C.F. — Problemi di popolamente animale delle piccole isole mediterranee — *Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli*, IX, 1957, p. 1-190, pls., figs.

Source : MNHN, Paris

Nous voyons donc que les relations proposées par NIERING et par LA GRECA et SACCHI se vérifient, et avec une très sérieuse précision.

Mais l'explication que les auteurs italiens proposent à cette relation ne nous paraît pas résister à l'examen des faits. Ils admettent en effet que le nombre d'espèces est limité par les possibilités biologiques de survie qui leur sont offertes et qui sont, bien évidemment, en gros, proportionnelles à la surface. Ils rejoignent ainsi, par l'observation directe, les biostatisticiens qui ont établi, de façon purement théorique, que le nombre d'individus pouvant vivre sur une surface déterminée varie avec cette surface; le nombre d'espèces, étant une fonction du nombre d'individus, varie aussi avec la surface. Cette notion est sans doute valable pour les espèces de grande taille, tels les Mammifères Elle nous paraît inacceptable, en théorie, pour les Arthropodes, au moins sous une forme précise et au niveau de peuplement constaté. L'aspect théorique diffère en effet de l'aspect pratique. L'espace vital, dont disposent, sur les îles, les Insectes, les Crustacés et les Arachnides, est en général pratiquement infini, les dimensions des moindres d'entre les atolls sont encore hors de toute commune mesure avec les besoins de ces Arthropodes. D'autre part chaque atoll montre des places vides, pourtant utilisées dans d'autres atolls voisins, et l'on peut se demander en quoi l'occupation à Tromelin des débris littoraux par des *Cafius* Steph. ou des Phaléritides pourrait être gênée par l'utilisation dans la même île des *Tournefortia* et des *Achyranthes* par des Termites, un Arctiide, un *Cratopus* Schœnh. ou une Cochenille Et pourtant les premiers font défaut. Aussi devons-nous retenir que, dans la région considérée, le nombre d'espèces occupant une île *ne dépend pas* des ressources biologiques offertes, de nombreuses niches écologiques demeurant inoccupées.

L'examen du tableau comparé des endémiques connus des divers atolls de la région (1) parle dans le même sens et va nous permettre d'écarter l'explication de LA GRECA et SACCHI.

Cosmoledo..	HÉTÉROPTÈRES.....	*Stenozygum insularum* Dist. *Maruthas fumigatus* Dist.
Providence	COLÉOPTÈRE .	*Longitarsus gardineri* Mauhk.
Farquhar....	COLÉOPTÈRE.....	*Guignotus farquharensis* Scott.
	ORTHOPTÈRE	*Æolopus fasciatipes* Bol

(1) Notons cependant que les taxonomistes créent plus facilement des taxe pour des formes provenant des petites îles peu connues, et que certaines des espèces décrites ainsi comme endémiques peuvent fort bien ne pas en être.

Source : MNHN, Paris

Glorieuses	Coléoptères	*Cratopus gloriosus* Rich.
		Scydmaenus pauliani Lhoste.
		Diaphorus pauliani Thérond.
	Névroptère	*Nimboa pauliani* Kimm.
	Homoptère	*Issopulex gloriosæ* Chin. et Fenn
Agalega	Hémiptères Miridæ	*Deiæocoris limbatus* Miller.
		Campylomma agalegæ Miller.
Astove	Diptère	*Hippelates femorata* Lamb.
	Coléoptère	*Lonchotus astovensis* Arr.
Chagos	Orthoptéroïdes	*Paratettix chagœnsis* Bol.
		Folopus laticosta Bol.
		Conocephalides chagœnsis Bol.
	Lépidoptère	*Rhopobota physalodes* Meyr
Tromelin	Hémiptère Pentatomidæ	*Geocoris insularis* China.
	Hémiptère Aradidæ	*Pictinus pauliani* China.
	Homoptère	*Pulvinaria tromelini* Mamet.
	Diptères	*Stichopogon reginaldi* Séguy.
		Acanthonitiphila scotti Séguy.
Europa	Isoptère	*Neotermes europæ* Wasm.
	Hémiptères	*Halovelia pauliani* Poisson.
		Sciocoris pauliani Cachan
		Acrosternum frölowi Cachan.
	Homoptère	*Lepidosaphes europæ* Mamet.
	Coléoptères	*Cratopus cavifrons* Rich.
		Pseudocolotes inlateralis Pic
	Hyménoptères	*Halictus europensis* Benoist.
		Megachile pauliani Benoist
	Diptère	*Ædes europæ* Doucet.
Aldabra	Isoptères	*Calotermes* (*Procryptotermes*) *fryeri* Holmgr.
		Calotermes (*Glyptotermes*) *longus* Holmgr.
	Orthoptéroïdes	*Plangia ovalifolia* Bol.
		Gryllacris fryeri Bol.
		Scottia chagœnsis Bol.
		Ectatoderus nigriceps Bol. et *squamiger* Bol.
		Fryeria aphonodes Bol.
		Polyspilota vœltzkowiana Sauss.
	Homoptères	*Duplaspidiotus aldabræa* Green et Laing.
		Deferundata aldabrana Dist.
		Limentinus aldabranus Dist
	Hémiptères	*Macroscytus fryeri* Dist.
		Eusarcoris imperator Dist.
		Stenozygum aldabranum Dist.
		Cantheconidea migratoria Dist.
	Coléoptères	*Bledius marinus* Bern
		Pseudocastalia fryeri Kerr.
		Sponsor pilosellus Kerr
		Cis aldabranus Scott.
		Bothrideres fryeri Grouv.
		Elastrus aldabrensis Fleut.
		Megapenthes difformis Fleut.
		Keeta aldabrana Mauhk.

Source : MNHN, Paris

	Keeta fryeri Mauhk.
	Rhyparidula insularis Mauhk.
	Brachycirtus minor Champ.
	Scytha aldabrana Champ.
	Idobrium voeltzkowi Kolbe.
	Phlœophagosoma aldabranum Champ.
Hyménoptères	*Halictus aldabranus* Cock.
	Ceratina fryeri Cock.
	Bembex aldabra Parker
Névroptère	*Acanthaclisis maritimus* Needham.
Lépidoptères	*Fodina aldabrana* Fryer.
	Eilema aldabrensis Hamps.
	Rhodogastria aldabrensis Fryer.
	Opogona harpalea Meyr.
	Stathmopoda biclavis Meyr.
	Imma quaestoria Meyr.
	Cholotis sindonia Meyr.
	Eboda amblopis Meyr.
	Epipagis prolalis Viette et Legrand.
	Scardamia percitraria Fryer.
Diptères	*Geranomyia immaculata* Edw.
	Orimargo fryeri Edw.
	Thaumastoptera aldabrensis Edw.
	Telmatoscopus fryeri Eaton.

L'intérêt principal de ces listes est de nous montrer l'absence de toute correspondance entre les éléments endémiques des divers atolls. Chacun d'eux possède des endémiques appartenant à des genres, voire des familles, ne se retrouvant pas dans les autres; n'y ayant même bien souvent pas de symétriques écologiques. Les seules formes que l'on peut considérer comme constituant des couplets vicariants, au moins au point de vue écologique, sont :

Les *Cratopus* Schœnh., d'Europa et des Glorieuses qui répondent, sur les autres atolls occidentaux, à une espèce de *Cratopus* Schœnh. à vaste distribution;

Les *Stenozygum* Fieber, de Cosmoledo et d'Aldabra, îles rapprochées l'une de l'autre;

Les *Æolopus* Fieber, des Chagos et de Farquhar;

Les *Halictus* Latr., d'Europa et d'Aldabra.

Ces couplets, malgré leur intérêt, n'intéressent que quatre genres parmi les soixante-douze connus de l'ensemble des îles par des espèces endémiques.

Source : MNHN, Paris

Si, quittant les endémiques, nous examinons la répartition, sur ces mêmes atolls, des Isopodes terrestres, nous obtenons le tableau suivant :

	Chagos	*Cargados*	*Cartiey*	*Farquhar*	*Amirantes*
Nagara nana Bd.					
Metoponorthus pruinosus B.L.		+		+	+
Agnara madagascariensis B.L.					
Angara lenta B.L.		+			
Alloniscus pigmentatus B.L.	+				
Setaphora pilosa B.L.					
Setaphora suarezi Dollf. . .			+		
Aphiloscia annulicornis B.L. .				+	
Olibrinus pigmentatus B.L.	+			+	
Trichorrhina minutissima B.L.		+			
Spherillo parvus B.L.	+		+		+
Bethalus simplex Dollf.				+	

De toutes ces espèces, connues par leur répartition étendue, se trouvant au moins à Madagascar, il n'en existe *aucune* qui ait peuplé tous les atolls, mais leur distribution relève du simple hasard, et ne peut aucunement s'expliquer par la présence ou l'absence d'habitats favorables sur telle ou telle île, pas plus que par une quelconque vicariance écologique. De plus, certaines de ces espèces n'étant pas anthropophiles, leur distribution met en évidence l'ampleur des transports accidentels non dus à l'homme.

La relation de NIERING doit donc avoir quelqu'autre explication et nous croyons la trouver entre les dimensions du littoral et la probabilité pour qu'une espèce en déplacement rencontre ce littoral; en somme entre la taille de la cible et le nombre de coups au but.

W. D. MATTHEWS (Climate and Evolution, édition de 1939) avait déjà indiqué que la chance d'arrivée d'un immigrant était inversement proportionnelle à la longueur des côtes de la zone à coloniser; notion valable pour les animaux aptères; la surface semble un critère plus valable pour les animaux ailés.

Relief. Mais si nous comparons, aux atolls, les îles à relief marqué, l'image obtenue devient très différente. Rappelons que,

Source : MNHN, Paris

dans la région considérée, les îles non coralliennes se présentent comme suit :

ILE	ALTITUDE MAXIMUM en mètres	SURFACE EN KILOMÈTRES carrés
Madagascar	2 860	580 000
La Réunion	3 040	2 512
Comores (archipel)	2.36[illegible]	1.914
Maurice	800	1 840
Séchelles (archipel)	950	256
Rodriguez	450	107

Ces différences d'altitude ne sont pas pour faciliter les comparaisons; d'autre part, sauf pour les Seychelles, Maurice et Rodriguez, l'inventaire est encore fort imparfait, enfin les îles sont d'âge très inégal, ce qui en rend la comparaison encore plus difficile. L'importance de cette différence d'âge est particulièrement marquée pour le couple Maurice, la Réunion (1) mais se retrouve lorsque l'on compare les Séchelles et les Comores.

Nous savons, par l'exemple de Madagascar, que l'altitude joue un rôle très important dans la spéciation; en outre, et à en juger par la présence, sur les sommets du centre de Madagascar, d'éléments d'origine paléarctique et de très petite taille, les hautes montagnes, qui forment écran aux vents, captent certaines formes de plankton aérien.

La comparaison entre atoll et île haute met en évidence le rôle de l'altitude.

Ainsi aux 310 espèces d'Insectes qui peuplent les 106 km² d'Aldabra, les Séchelles opposent un peu plus de 2.000 espèces (2.090 espèces pour H. Scott en 1932) sur 256 km², et les Comores, d'après nos notes inédites, 832 espèces sur 1.914 km². La différenciation d'une flore endémique variée au-delà de la zone d'influence des plantes halophiles tropicales, rendue possible elle-même par la diversification des biotopes nés du relief, suffirait, il est vrai, à expliquer ce contraste, sans faire intervenir le rôle d'écran des reliefs terrestres

(1) La différence d'âge entre les Mascareignes nous paraît pouvoir s'appuyer, entre autres, sur la présence à Rodriguez d'une vaste plaine corallienne soulevée à une trentaine de mètres (Plaine Corail); à Maurice, de coraux soulevés jusqu'à 8 mètres; à l'absence de toute plage soulevée à la Réunion (Battistini *in litt. contra* Defos du Rau).

Source : MNHN, Paris

Planche XXII Formes de *Charaxes zoolina betsimisaraka*

Source MNHN, Paris

Une comparaison plus instructive encore peut être faite, en nous limitant à des reliefs moins exceptionnels, entre Rodriguez, île très isolée, haute de 450 mètres, avec une surface de 107 km² et Aldabra qui, nous venons de le dire, mesure 106 km², mais est un atoll sans relief marqué.

Ici les nombres d'espèces d'Insectes des deux îles ne sont pas très différents : 319 à Aldabra contre 300 (non compris les Hétéroptères pour lesquels les documents manquent à Rodriguez, cette relative pauvreté de la plus petite des Mascareignes s'expliquant facilement par son isolement.

Mais l'endémisme est beaucoup plus marqué à Rodriguez : aux quarante huit espèces propres à Aldabra, s'opposent sept Anthribides, dix Curculionides, trois Scarabeides, quatre Colydiides, trois Nitidulides, six Blattides, vingt-quatre Lépidoptères, huit Homoptères, etc. à Rodriguez. Et surtout, l'endémisme rodriguais diffère profondément, par sa nature, de celui d'Aldabra. Celui-ci, nous l'avons vu plus haut (p. 385) mettait en cause quarante-six genres pour quarante espèces. Pratiquement aucun genre d'Aldabra n'a donné naissance à plus d'une espèce endémique Il en va tout autrement à Rodriguez où parmi les Lépidoptères on compte 3 *Metachanda* Meyr., 7 *Cenarchis* Meyr., 6 *Opogona* Zell ; parmi les Coléoptères 4 *Cratopus* Schœnh., 3 *Enicmosoma* Gebien; parmi les Homoptères 3 *Brivia* Stal

Ainsi pouvons-nous considérer que, malgré son isolement géographique très accentué, la faune de Rodriguez est riche par le jeu du foisonnement insulaire et par l'existence de clades nombreux (au sens de Huxley). Le petit nombre d'espèces «initiales» a été compensé par l'active spéciation de celles-ci; à Aldabra la faune doit sa variété à des introductions multiples.

Position géographique. Nous venons d'invoquer la position isolée de Rodriguez pour expliquer la pauvreté relative de sa faune et le très petit nombre de ses lignées.

La position géographique des îles intervient en effet à la fois dans la richesse absolue de leur faune et dans sa composition.

Deux exemples suffiront à établir le rôle de la position dans la richesse de la faune : Aldabra est située entre Madagascar et les Séchelles, assez près de l'Afrique, et entourée d'autres atolls; les Chagos sont très isolées, à l'extrême-est de notre dition, et loin de toute grande terre, mais leur isolement ne les a pas empêchées de porter jadis une très belle forêt. Or nous avons :

à Aldabra, 319 espèces d'Insectes sur 106 km²;
aux Chagos, 95 espèces d'Insectes pour 145 km².

Source : MNHN, Paris

Une opposition semblable apparaît dans les Oiseaux. A Aldabra on a décrit les huit formes endémiques suivantes :

Threskiornis æthiopica abbotti (Ridgw.), *Dryolimnas cuvieri aldabranus* (Günther), *Centropus toulou insularis* Ridgw., *Alectrœnas sganzini minor* Ridgw., *Dicrurus aldabranus* Ridgw., *Foudia aldabrana* Ridgw., *Cinnyris souimanga aldabrensis* Ridgw., *Zosterops aldabrensis* Ridgw. (1).

Chagos n'a aucun Oiseau endémique.

Nous pouvons aussi comparer aux Chagos les deux minuscules îlots de Bird et Dennis, à 70 kilomètres des Séchelles :

GROUPE D'INSECTES	CHAGOS	BIRD ET DENNIS
Orthoptères	12	15
Hémiptères	8	12
Lépidoptères	26	20
Coléoptères	14	20
Hyménoptères	2	6
Diptères	20	11

GARDINER, frappé par l'analogie de composition de ces deux faunes, insiste sur leur ressemblance qu'il explique, en termes biologiques «Calcareous soil restricts their vegetation, being indeed quite unsuitable for all but a few littoral plants.. that are found all over the Indian Ocean».

Ayant montré plus haut l'importance de la surface des atolls dans le nombre d'espèces animales qui les peuplent, nous considérons que l'extrême richesse relative de Bird et Dennis (qui égalent à peine le vingtième de la surface des Chagos) tient à ce qu'ils sont très proches des Séchelles.

L'influence de la position géographique sur la composition de la faune des diverses îles est encore plus nette.

FRYER parlant de la faune d'Aldabra avait déjà remarqué que «those Insects which are distributed by flying will, on Aldabra, belong to Madagascar or African forms, while, on the other hand, those that are sea distributed, will be oriental in origin».

En examinant de plus près la faune d'Aldabra nous constatons qu'une partie de sa faune a été fournie par Madagascar, une autre partie par les Séchelles.

(1) A vrai dire, la valeur de certaines de ces formes demeure discutable, mais il en est de bien tranchées. Il faudrait y ajouter une sous-espèce de *Caprimulgus madagascariensis* Sganzin.

Source : MNHN, Paris

Citons parmi les espèces localisées aux Séchelles et à Aldabra, mais absentes de Madagascar :

HOMOPTÈRES : *Osaka hyalina* Dist. et *relata* Dist.
Irvingia typica Dist.
HÉMIPTÈRE : *Lithæus stellatus* Dist.
DIPTÈRES : *Plagiostenopterina ruficeps* Hendel et *cyanosoma* Hendel.
LÉPIDOPTÈRES : *Meridarchis cæmenteria* Meyr.
Eucosma chlorobathra Meyr.

Nous remarquons par contre que le groupe entier des *Phœnicobatina*, avec vingt-sept espèces, toutes propres aux Séchelles, n'a pas atteint Aldabra.

Parmi les espèces de Madagascar et d'Aldabra, parfois à vaste répartition, mais absentes des Séchelles :

ORTHOPTÈRES : *Cyrtacanthacris tatarica* L.
COLÉOPTÈRES : *Helochares melanophthalmus* Muls.
Pheropsophus humeralis Chaud. (aussi de la Grande-Comore).
Heterocerus vulpes Grouv.
Berosus acutispina Fairm., *prolongatus* Fairm et *bergrothi* Rég.
HYMÉNOPTÈRES : *Bembex madecassa* Sauss.
Scolia hyalinata Sich.

Dans tous les cas, il s'agit d'espèces à fort pouvoir de déplacement. Notons cependant que le genre *Lonchotus* Burm. avec une douzaine d'espèces malgaches, et une espèce à Astove, manque à Aldabra, mais existe à Mohéli des Comores.

Ainsi la position géographique déterminerait aussi la composition faunistique, ce qu'établit également la comparaison de la faune des Lépidoptères des atolls et des Séchelles.

Ainsi aux Chagos, on a sur vingt-six espèces :

Cinq espèces de Ceylan et des Maldives,
Une espèce d'Australie;
Seize espèces de Ceylan, Sumatra Java ou l'Australie (dont six se retrouvent aux Cocos et à Christmas).

Aux Farquhar et Amirantes, deux espèces sont endémiques et toutes les autres africaines.

Aux Séchelles sur 120 espèces 17 sont endémiques, 13 purement africaines, 4 purement mascareignes, 7 madécasses; un groupe d'espèces indo-australiennes séchelloises n'est pas connu de Madagascar et des Mascareignes.

Source : MNHN, Paris

Dans le même ordre d'idées nous voyons que chaque groupe d'îles de la région paraît constituer le point extrême de la pénétration vers l'Ouest d'espèces asiatiques :

Sceliphron bengalense Dahlb se trouve aux Chagos;

Les *Protætia* Burm. ne dépassent pas les Mascareignes;

Les Phyllies atteignent les Séchelles.

L'analyse de détail de la faune de l'un quelconque des Archipels ou îles isolées de la dition vient renforcer les conclusions tirées de l'étude d'ensemble qui précède.

Le cas des Comores est celui qui, grâce aux recherches récentes de l'I.R.S.M., est le plus facile à traiter.

Rappelons que l'Archipel, situé à peu près à mi-distance du nord de Madagascar et de l'Afrique Orientale, comprend, échelonnées du Sud-Est vers le Nord-Ouest, les quatre îles principales de :

	KILOMÈTRES CARRÉS	ALTITUDE MAXIMUM en mètres
Mayotte	370	660
Mohéli	216	780
Anjouan	378	1 578
Grande-Comore	950	2 361

qui sont accompagnées de nombreux îlots ou récifs satellites dont le seul de quelque importance est celui de Pamanzi à l'est de Mayotte.

Ces îles sont séparées de Madagascar, selon les récents sondages de la *Calypso* et de l'*O.R.S.O.M.*, bâtiment océanographique de l'I.R.S.M., par des fosses dépassant 3.000 mètres; des profondeurs analogues les séparent de l'Afrique, et, entre les îles mêmes, existent des fosses très profondes avec, tout au plus, l'esquisse d'un pont entre Mohéli et la Grande-Comore.

Géologiquement les Comores sont d'autant plus jeunes que l'on se déplace d'Est en Ouest.

La faune des Vertébrés est très pauvre et en grande partie de type malgache. Les Oiseaux seuls montrent quelques caractères particuliers que nous pouvons dégager de l'étude récente de Benson. L'endémisme y est très faible, presque uniquement subspécifique, n'atteignant qu'une fois, avec le *Humblotia flavirostris* M. E. et Oust., le niveau générique; sur 52 espèces terrestres d'Oiseaux des Comores (dont 9 sont endémiques), 12 sont d'origine africaine, 28 sont d'origine malgache, 7 peuvent être soit malgaches, soit africaines, 2 existent aussi aux Séchelles et 1 est orientale.

Source : MNHN, Paris

Mais les espèces d'origine malgache ne colonisent pas de façon uniforme les quatre îles : plusieurs se rencontrent à la Grande-Comore ou à Mohéli, ou sur les deux, sans exister à Anjouan et à Mayotte où pourtant existent des biotopes favorables.

Plusieurs espèces malgaches qui ont atteint Aldabra, Astove et Assomption font défaut aux Comores.

En ce qui concerne les espèces d'origine africaine, celles-ci sont plus fréquentes à la Grande Comore (ainsi les *Zosterops* Vig. et Horsf.) mais le fait n'a rien d'absolu car le *Nectarinia* Ill. et le *Dicrurus* Vieil. de Mayotte sont d'origine africaine.

L'étude de la faune entomologique, qui n'est encore qu'approximativement connue, accentue ces caractères. Sur 832 espèces, 283 sont endémiques, soit plus de 30 p. 100. Mais la distribution de ces espèces est complexe.

Certaines formes sont typiquement africaines, telles *Papilio Nireus aristophontes* Ob., le genre *Sternotomis* Perch., *Precis clelia* Cr., *Chrysis stilboides* Spin., *Artitropa erinnys* Trim., *Baoris fatuellus* Hpffr., *Charaxes castor* Cr. et *fulvescens* Auriv., *Acræa neobule* Doubl. et Hew. et *esebria* Hew. (subsp. *masaris* Ob.), etc.

D'autres sont aussi nettement malgaches : *Cœliades ramanatek* Boisd., *Precis goudoti* Boisd., les *Gerridæ*, *Lonchotus* Burm., *Trionychus* Dej., *Prosopocœlus* Parry, etc.

Mais aussi bien les endémiques que les non endémiques ne couvrent que très rarement tout l'Archipel.

Ainsi les Acréides nous donnent actuellement :

Acræa terpsichore L. — Partout sauf à Anjouan; espèce malgache.

Acræa damii Voll. — Anjouan et Mayotte; espèce malgache.

Acræa ranavalona Boisd. — Partout sauf à Anjouan; espèce malgache.

Acræa neobule Doubl. et Hew. — Grande-Comore, Mayotte et Mohéli; espèce africaine.

Acræa esebria var. *masaris* Ob. — Grande-Comore et Anjouan; espèce africaine (1).

Pour les Sphingides, nous obtenons :

Herse convolvuli L. — Anjouan. Afrique et Madagascar.

Acherontia atropos L. — Mohéli, Anjouan. Afrique et Madagascar.

Calonia fulvinotata Bllr. — Grande Comore, Mohéli, Anjouan, Mayotte. Afrique et Madagascar.

(1) Les espèces qui paraissent s'exclure ne le font pas en réalité car elles coexistent à Madagascar dans les mêmes stations.

Source : MNHN, Paris

Cœlonia solani comorana Clarck — Mohéli et Mayotte. Vicariant comorien d'une espèce malgache et mascareigne.

Xanthopan morgani morgani Walk. — Grande-Comore. L'espèce, africaine, possède une sous-espèce malgache; mais la sous-espèce comorienne répond au type africain.

Panogena jasmini Boisd. — Anjouan et Mayotte. Espèce malgache.

Panogena lingens comorana Griveaud. — Mohéli, Anjouan. Vicariant comorien d'une espèce malgache.

Lomocyma ægrapha Mab. — Mohéli, Mayotte. Espèce malgache.

Batocnema coquereli comorana Rotsch. et Jord. — Mohéli, Mayotte, Grande-Comore. Vicariant comorien d'une espèce malgache.

Pseudoclanis grandidieri comorana Rotsch. et Jord. — Mohéli, Anjouan, Mayotte. Vicariant comorien d'une espèce malgache.

Polyptychus meander Boisd. — Mohéli, Mayotte. Espèce malgache.

Cephonodes hylas virescens Wall. — Signalé des Comores. Afrique et Madagascar.

Maassenia heydeni comorana Rotsch. et Jord. — Grande-Comore, Mohéli, Mayotte. Vicariant comorien d'une espèce malgache.

Nephele comma derasa Rotsch. et Jord. — Grande-Comore, Mohéli, Mayotte. Espèce malgache.

Nephele accentifera comorana Clarck. — Anjouan. Vicariant comorien d'une espèce malgache.

Nephele œnopion stictica Rotsch. et Jord. — Grande-Comore et Mohéli. Vicariant d'une espèce malgache.

Nephele œnopion œnopion Hübn. — Mayotte. Forme malgache.

Nephele densoi Keferst. — Anjouan. Espèce malgache.

Temnora marginata comorana Rotsch. et Jord. — Mohéli. Vicariant comorien d'une espèce africaine.

Temnora leighi Rotsch. et Jord. — Tout l'archipel; endémique.

Temnora fumosa peckoveri Btlr. — Grande-Comore, Mohéli, Anjouan. Forme malgache.

Temnora pseudopylas latimargo Rotsch. et Jord. — Vicariant comorien d'une forme africaine.

Macroglossum æsalon Mab. et *trochilus* Guér. — Signalés des Comores, espèces l'une malgache et l'autre africaine.

Euchloron megæra L. — Grande-Comore et Mohéli. Forme africaine.

Source : MNHN, Paris

Euchloron megæra lacordairei Boisd. — Mohéli, Anjouan et Mayotte. Forme malgache.

Basiothia medea F. — Anjouan. Afrique et Madagascar.

Hippotion geryon Boisd. — Tout l'archipel. Espèce malgache.

Hippotion celerio L. — Grande-Comore et Mohéli. Tout l'Ancien Monde.

Hippotion eson Gram. — Tout l'archipel. Afrique et Madagascar.

Hippotion osiris Dalm. — Cité des Comores. Espèce malgache.

Hippotion aurora Rotsch. et Jord. — Mohéli, Anjouan. Espèce malgache.

Theretra orpheus intensa Rotsch. et Jord. — Grande-Comore et Mohéli. Vicariant d'une espèce africaine représentée par une autre sous-espèce à Madagascar.

Les Hespérides, comme les Sphingides, ont de nombreuses sous-espèces endémiques. La famille a, dans l'archipel, la distribution suivante :

Cœliades ramanatek comorana Evans. — Grande-Comore, Mayotte, Anjouan. Forme type malgache.

Tagiades insularis mayotta Evans. — Mayotte.

Tagiades insularis grandis Evans. — Grande-Comore. La forme type est malgache.

Tagiades samborana rana Evans. — Grande-Comore. Forme type malgache.

Eagris sabadius comorana Evans. — Grande-Comore. Forme type de toute la région africano-malgache.

Artitropa erinnys comorarum Ob. — Grande-Comore. Forme type africaine.

Baoris fatuellus dolens Mab. — Grande-Comore, Mayotte, Anjouan. Forme type africaine.

Pelopidas mathias F. — Anjouan. Madagascar et Afrique.

Pelopidas gemella Mab. — Anjouan, Mayotte. Madagascar et Afrique.

Les endémiques comoriens du genre *Polybothris* Dej. nous montrent de même des espèces limitées à une île, puis une espèce de la Grande-Comore et d'Anjouan, une d'Anjouan et Mayotte, une enfin représentée par deux sous-espèces, l'une à la Grande-Comore et l'autre à Mayotte.

Même le genre *Sternotomis* Perch. qui a donné naissance à un endémique sur chacune des îles, Mayotte, Mohéli et la Grande-Comore, est représenté à Anjouan par une espèce qui se retrouve à la Grande-Comore.

Enfin certaines formes appartiennent à des types franchement orientaux, qui font défaut à Madagascar.

Source MNHN, Paris

En somme tout se passe comme si, recevant sa faune de l'Est et de l'Ouest, au hasard des arrivées, chaque île fonctionnait pour elle même, sans que les echanges entre îles soient tellement plus faciles que les échanges à plus longue distance.

Petites îles et Grandes îles

En étudiant les îles méditerranéennes, La Greca et Sacchi ont tenté de définir un domaine micronésien dont les traits particuliers seraient :

La pauvreté de la faune;

L'instabilité biotique insulaire,

ils estiment en outre que la faune des îles s'appauvrit peu à peu.

Sauf pour les Vertébrés, il est, de fait, en regle générale, impossible de comparer le taux d'enrichissement (exogène par apports externes et indigénation, endogène par spéciation) et le taux d'appauvrissement par extinction naturelle (1); par destruction surtout du fait de l'homme et de son cortège d'associés habituels, par le simple jeu de la sélection naturelle).

Les auteurs italiens ajoutent que l'isolement insulaire assure la concentration de formes qui, sur un continent, s'éparpilleraient au loin après leur formation. Ce phénomène aboutit à un résultat comparable à celui que Plate Bimhoff signalait chez les Cossonides et à celui que Millot postulait pour les îles et péninsules australes, par le jeu du flux migratoire Nord-Sud. Ainsi la concentration d'endémiques et la spéciation insulaire trouvent-elles deux explications totalement différentes, mais peut-être seulement complémentaires.

L'opposition postulée dans la Méditerranée entre petites et grandes îles se vérifie-t-elle dans la région malgache ?

La *pauvreté* de la faune n'y est pas une caractéristique d'un domaine micronésien par opposition à un domaine macronésien.

Nous avons vu en effet que la faune spécifique (ce terme nous paraît pouvoir désigner, par opposition au nombre d'individus, le nombre d'espèces occupant un territoire donné) est pour des îles écologiquement équivalentes, proportionnelle aux surfaces, et qu'elle dépend de la distance séparant ces îles d'autres territoires. Aucune séparation entre petites et grandes îles n'est donc possible

(1) Nous savons qu'il est des espèces dont la disparition se fait sans intervention apparente de facteurs externes, telle l'Oie d'Hawaï, qui se raréfie sans cause, n'étant attaquée ni par des prédacteurs, ni par des parasites, ni par des maladies (*La Terre et la Vie*, 1954, p. 152).

Source : MNHN, Paris

en se basant sur le seul critère de la richesse, à moins peut-être de limiter le terme de «petite île» aux îles situées dans la partie horizontale de la courbe de NILRING.

D'autre part, même dans les grandes îles, la notion de richesse est relative à tel ou tel groupe.

Pauvre en Mammifères et en Oiseaux, Madagascar, qui est une grande île par excellence, est riche en Insectes; très riche en Scarabéides Hoplines, cette même faune est très pauvre en Scarabéides Coprines.

La GRECA et SACCHI insistent spécialement dans ce domaine sur la rareté spécifique des Lépidoptères micronésiens. Si l'on se limite aux Rhopalocères ou, à la rigueur, aux Macrolépidoptères, les auteurs semblent avoir pleinement raison. Mais, étendue aux Microlépidoptères, la situation est totalement différente et l'inégalité de richesse s'établit entre îles de type atoll, à faune spécifique très pauvre, et îles hautes, à faune parfois très riche.

D'autre part, les Rhopalocères peuvent eux-mêmes être rares sur les grandes îles, et Madagascar en est un excellent exemple.

La rareté des Rhopalocères insulaires ne tiendrait donc pas à la dimension du milieu mais peut être aux difficultés de migration de groupes en majorité récents.

L'instabilité biotique insulaire est, comme la richesse spécifique, un phénomène tout relatif. Dans la région malgache il semble que les variations climatiques passées aient été faibles et elles n'interviennent sans doute pas parmi les causes d'appauvrissement. Mais lorsque l'on parle d'instabilité, il ne faudrait quand même pas oublier que les transformations subies par Madagascar ou la désertification de la zone soudanaise africaine ont une ampleur égale à la déforestation par les Chèvres à Ascension ou à Sainte-Hélène. Par contre, beaucoup d'atolls ont une flore stable et ne paraissent souffrir d'aucune modification biotique notable

Le seul caractère qui paraisse, dans la région malgache, caractériser les petites îles, serait la présence sur celles-ci de formes de *Zosterops* Vig. et Horsf. à coloration tendant vers le gris (DELACOUR, *l'Oiseau*, II (n.s.), 1932, p. 79).

Mais si, dans la région malgache, il paraît impossible de séparer biologiquement, les «petites îles» des «grandes îles», il n'en reste pas moins possible de proposer un classement biologique dans lequel intervient encore la taille. On reconnaîtrait ainsi :

a. Les *îles basses*, coralliennes, à végétation uniforme et peu variée, toutes de faible dimension (ne dépassant pas 100 à 200 kilomètres carrés). Leur faune est entièrement exogène, les endémiques

Source : MNHN, Paris

étant des dérivés simples des espèces initiales, traduisant seulement leur indigénation profonde (1);

b. Les *îles hautes,* à végétation naturelle (ce qui ne veut pas dire primitive) très dégradée par l'homme; leur faune est très appauvrie et inégalement réduite selon les cas. Localement la destruction de la végétation a été facilitée par les dimensions réduites. La faune de ces îles est actuellement aberrante; elle a dû perdre beaucoup de ses éléments sténobies;

c. Les *îles hautes* à végétation plus ou moins dégradée, mais non totalement modifiée. Ces dernières ne se distinguent pas fondamentalement les unes des autres par leurs dimensions, c'est-à-dire que leur faune est directement fonction de leur surface, de leur position géographique, de leur relief, de leur âge et de leur degré de dégradation. A ce titre une île comme Nosy-Komba, de quelques kilomètres carrés, n'est pas plus une *petite île* que ne l'est Madagascar. Ces îles, seules, ont une faune sujette à spéciation explosive, montrant des clades. La faune y est fortement endogène, l'endémisme se traduisant par un foisonnement complexe à partir des espèces initiales.

Il est cependant un trait qui, sur le terrain, paraît caractériser dans notre dition toutes les îles de petites dimensions (moins de 200 kilomètres carrés) et c'est la relative rareté de la plupart des espèces d'Arthropodes que l'on y rencontre. Cette rareté étant particulièrement marquée sur les plus petites d'entre elles (Europa, Glorieuses ou Tromelin), mais se retrouvant par exemple même à la Réunion pour bon nombre d'espèces. Elle n'est que partiellement compensée par l'abondance extrême de quelques espèces.

Etant donné la différence d'échelle entre les îles, même les plus petites, et les espèces qui les peuplent, cette rareté paraît inexplicable; elle n'en constitue pas moins un fait d'observation qui méritera d'être repris dans les recherches futures.

Elle peut, sans doute, se rattacher au fait général que la fréquence comparée des individus des diverses espèces dans un milieu donné, s'inscrit selon une courbe de Gauss et que l'abaissement du nombre des espèces entraîne, par corollaire, l'abaissement du nombre des individus.

Composition qualitative des faunes insulaires. – C'est là un point qui n'a été jusqu'ici qu'à peine effleuré par les auteurs étudiant le problème des faunes insulaires. L'accent n'a été mis que sur

1) Certains endémiques peuvent faire figure de paléoendémiques, ayant disparu des régions continentales voisines. Ils demeurent l'exception, mais leur existence ne contrevient pas à la règle.

Source : MNHN, Paris

l'ancienneté ou le caractère moderne de tel ou tel groupe zoologique, pour expliquer sa présence ou son absence dans le domaine insulaire

Il n'est pas question de rejeter, a priori, le rôle de l'âge géologique des divers groupes zoologiques pour expliquer leur répartition. Mais l'étude des faunes micronésiennes du domaine malgache fait apparaître l'intervention de facteurs qui paraissent complètement différents

Si nous examinons par exemple la faune de Rodriguez, nous sommes frappés de n'y trouver qu'un seul Chrysomélide (un Eumolpide) alors que les Ptinides et les Anthribides y sont nombreux. Sur les autres Mascareignes, les Chrysomélides restent peu nombreux et représentés surtout aussi par des Eumolpides.

Si les Mascareignes possèdent une riche faune de Curculionides, celle-ci ne comprend guère — parmi les espèces endémiques que des Brachyrrhynques, d'une part, des Cossonides de l'autre. Les Curculionides des Hawai sont en très grande majorité des Proterrhinides.

Or, tandis que les Curculionides Sténorrhynques ou les Chrysomélides sont des phytophages, en général sténophages à l'état larvaire comme à l'état imaginal, et s'attaquent aux Phanérogames Dicotylédones, les Anthribides vivent en général aux dépens des bois decomposés, les Cossonides souvent sur les Monocotylédones, les Brachyrrhynques sont normalement polyphages à l'état adulte et leurs larves rongent les racines des plantes les plus diverses; les Ptinides sont des mycétophages ou des détritivores.

Il n'est du reste pas sans intérêt de souligner dans ces mêmes îles la rareté relative des Carabiques, des Staphylinides, des Histérides, toutes formes prédatrices. Ce n'est pas qu'aucun carnassier ne puisse s'y acclimater, car on y trouve des Chrysopes et des Hémérobides, comme aussi des Arachnides nombreux. Mais les premiers s'attaquent à des proies de très petite taille et les seconds à toutes sortes d'Insectes aériens ou terrestres, tandis que les Carabiques recherchent des proies relativement précises et déjà d'assez belle taille

En nous limitant aux phytophages, nous voyons que ce sont les groupes à régime peu spécialisé, ou se nourrissant de plantes primitives, qui sont particulièrement développés dans les petites îles isolées.

Cette proportion se renverse dans les aires continentales ou sur les grandes îles. Il existe ainsi plus de *Ptinidæ*, plus de *Dasytidæ*, aux Mascareignes qu'à Madagascar; proportionnellement bien plus d'*Anthribidæ* à Rodriguez qu'à Madagascar.

BIBL. DU MUSEUM PARIS
Source : MNHN, Paris

Cela peut tenir, pour partie, à ce que ces groupes sont à dominante de petite taille, et l'on sait que la taille moyenne de la faune d'une île est en rapport avec sa surface (1).

Mais cette explication ne suffit pas à rendre compte du phénomène. Il faut voir, semble-t-il, dans l'abondance relative de certains groupes dans les îles de petite taille, une preuve de la plus grande facilité d'indigénation de ces groupes. Celle-ci peut tenir à ce que leurs besoins, peu précis, se satisfont plus aisément (Cossonides, Ptinides ; mais aussi à l'existence, depuis une époque plus reculée, des milieux qui leur sont convenables, offrant ainsi de plus nombreuses possibilités de succès aux introductions accidentelles

Plusieurs auteurs (FENNAH, HOLDGATE, KUESCHEL ont insisté récemment sur le fait que certains éléments subantarctiques (îles du Pacifique, Chili, Tristan d'Acunha) étaient inféodés aux Fougères arborescentes. Certains d'entre eux y voyaient un argument favorable à l'existence d'une communauté antarctique. Ce que nous venons de dire rendrait plus plausible l'idée que ces formes, inféodées à des plantes très primitives, sont les restes de mouvements de migration anciens, restes qui ont pu se maintenir, comme les Fougères du reste, dans des zones où l'isolement accentué réduisait l'apport de concurrents mieux armés. La parenté de ces formes traduit seulement leur commune ancienneté et n'impose aucune relation directe

Parmi les formes typiquement micronésiennes dans la dition nous pouvons citer le genre d'Asilides *Stichopogon* Lœw, et le Rhopalocère *Danaida chrysippus* (L.). Dans les deux cas il s'agit d'espèces qui colonisent les zones littorales de Madagascar, qui recherchent (cas des *Stichopogon* Lœw), ou qui tolèrent, les aires sablonneuses à végétation peu variée et peu développée.

Leur indigénation sur des îlots offrant ces conditions d'existence très médiocres ne doit pas offrir de difficultés. Les moindres îlots de la région de Nosy-Be, simples blocs basaltiques couronnés de quelques arbres et avec une étroite plage herbeuse, ont été occupés et les *Stichopogon* Lœw ont été signalés à Tromelin et sur tous les groupes d'atolls de la région.

Pour ces formes, comme pour celles citées plus haut, l'indigénation présente de grandes facilités.

(1) Il y a là un fait qui peut sembler biologiquement absurde car la plus petite des îles est encore sans commune mesure avec la taille — et par suite le besoin biologique d'espace — des Insectes qui y vivent. L'explication doit être cherchée dans les facilités de transport, qui croissent très rapidement quand la taille des individus diminue. Le fait n'est du reste vérifié que de façon statistique.

Source : MNHN, Paris

A cette plus facile indigénation s'opposerait leur plus grande sensibilité à la concurrence vitale, qui a rendu malaisé leur établissement ou leur maintien sur les îles à faune bien diversifiée.

Il convient d'avoir présent à l'esprit ces faits lorsque l'on analyse les faunes insulaires. Il est en effet classique d'affirmer, après SCOTT, que les Ephéméroptères manquent dans les îles oceaniques, soit qu'ils n'aient pu franchir de longues distances au-dessus de la mer, soit que le régime torrentiel, très fréquent, des eaux des îles océaniques, ne leur permette pas de se maintenir. Or les Ephéméroptères, qui manquent aux Séchelles ou à Maurice, ont une espèce dans les hauts de la Réunion. Leur absence dans les premières îles doit tenir à la difficulté de leur transport à distance, et non à l'impossibilité de s'adapter aux torrents, car peu d'îles ont un régime plus torrentueux que la Réunion.

SCOTT, frappé par la présence aux Séchelles de certains groupes d'Insectes absents des îles dites océaniques, et aussi des proportions entre les divers groupes, conclut que cet archipel présente «an ancien continental type» qui l'oppose aux îles Hawaï En réalité, l'opposition entre Séchelles et Hawaï se ramène à ce que, selon l'expression de SUMMERHAYES, étudiant la flore séchelloise, celle-ci ne montre que «an evolution that is little active, to day».

Cette évolution dotée d'inertie peut expliquer sans doute le très faible développement de la spéciation géographique séchelloise, opposée à l'intense spéciation géographique des Hawaï. L'exemple des Mollusques, dont on connaît l'étroite localisation aux Hawaï, est particulièrement net. Aux Séchelles «collections of Molluscs from different valleys were kept most carefully separated, but no varieties, peculiar to these, were found».

L'opposition entre les faunes d'Arthropodes terrestres de Maurice et de la Réunion nous donne un autre exemple de ces dysharmonies que nous pouvons, dans le cas particulier, tenter de rattacher aux différences d'âge entre les deux îles.

Les dysharmonies que l'on peut constater entre diverses îles se retrouvent entre les divers constituants fauniques des îles. C'est ainsi que, dans la faune Corse, les Plécoptères montrent un endémisme pratiquement total, tandis que les Ephéméroptères n'ont pas d'endémiques Or, à Madagascar, tandis que les Plécoptères foisonnent, les Ephéméroptères ne montrent qu'une très faible spéciation à partir d'un bien plus grand nombre de types initiaux. Nous devons donc admettre dans le cas de la Corse :

a. L'inégale efficacité de la barrière marine isolant la Corse;

b. Et la tendance particulière des Plécoptères à la spéciation.

Source MNHN, Paris

Il est important, dans l'analyse de la faune des îles et particulièrement des Mascareignes, de tenir compte des provenances écologiques exactes. Ainsi la présence de Campodéides à la Réunion ne doit pas masquer le fait qu'ils ne s'observent que dans les terres cultivées autour de Saint-Denis; des observations analogues vaudraient pour des Isopodes terrestres, etc. L'élimination des espèces aisément transportables allégerait déjà très sensiblement la liste des formes communes à Madagascar et aux Mascareignes.

Mais l'analyse écologique des espèces malgaches se retrouvant aux Mascareignes montre en outre qu'elles ne sont pas quelconques; elles appartiennent en majorité à des groupes écologiques bien déterminés.

C'est ainsi que les floricoles ne montrent guère de traits communs (l'exemple des Cétoniines ou des Hopliines est très net); que parmi les Curculionides, les seuls groupes à se retrouver à Madagascar et à la Réunion sont, nous venons de le voir, des Brachyrhynques à larves terricoles et des Calandrines et Cossonides se développant dans des matériaux végétaux morts ou pourris; en somme des formes très euryphages et aisément transportables.

Par contre la très riche faune de Sténorrhynques malgaches n'a pas de répondants à la Réunion ou à Maurice; elle est en général sténophage.

Parmi les formes aquatiques, les Trichoptères de la Réunion n'ont pas d'affinités malgaches : ce sont des formes à faible pouvoir de vol; les Hémiptères, bien mieux équipés pour le vol, ont au contraire de nettes affinités malgaches.

La majorité des Staphylinides de la Réunion à affinités malgaches sont des formes corticoles.

Partout où l'analyse est possible, elle conduirait aux mêmes conclusions.

Les analogies entre faunes de Maurice et de la Réunion, voire aussi Madagascar, se limitent, nous venons de le voir, à certains secteurs écologiques.

P.-A. Remy, parlant des Palpigrades des Mascareignes, souligne que trois espèces seulement, entre toutes celles qui ont pu être introduites dans ces îles, ont réussi à y subsister et à y prospérer (elles se retrouvent aussi à Madagascar et deux d'entre elles n'existent pas ailleurs) ce qui suppose, dit-il, une sélection sévère et précise, identique dans les deux îles. C'est peut-être là dépasser un peu les données de fait car il y a, entre indigénation et multiplication, de sensibles différences, mais c'est accorder, aux facteurs écologiques, dans le modelé des faunes une importance qui nous semble bien être la leur.

Source MNHN, Paris

CHAPITRE II

LE PROBLEME DES ESPECES IMPORTEES

L'examen, sans idée préconçue, des listes faunistiques des îles de la région malgache et l'analyse de la répartition de nombreuses espèces nous amènent, nous l'avons vu, à accorder à l'introduction accidentelle, ou à l'importation passive, un rôle non négligeable. Encore faudrait-il chercher les règles régissant ce type d'introduction, en déterminer l'importance relative et les limites.

Schématiquement trois modes d'introduction passive sont concevables :

a. L'introduction par les vents et les cyclones, dont nous allons voir que FLETCHER souligne l'ampleur dans le cas des archipels de l'océan Indien;

b. L'introduction par les bois flottés, et par les courants marins;

c. L'introduction par l'homme et par les animaux sauvages

Une partie des introductions dues à l'homme peuvent, dans l'océan Indien, se confondre avec les introductions dues aux bois flottés, du fait que la navigation n'a pendant longtemps fait que suivre les mouvements des bois flottés en utilisant les courants et les vents dominants et que les boutres en bois transportent du bois de feu et parfois des bois d'œuvre.

Deux facteurs déterminent, en fait, l'extension des introductions accidentelles, qu'elles soient dues à l'homme ou aux facteurs physiques :

D'une part le *hasard* qui soumet une espèce, plutôt qu'une autre, à l'action d'un transport, d'autre part l'*aptitude* que présente l'espèce transportée à *survivre* au transport et à s'*indigéniser*.

L'importance de ce second terme, double lui-même, ne saurait en théorie être exagérée. Cependant, à examiner les types de distribution de nombreuses espèces, il ne paraît pas jouer un rôle aussi considérable que ne le fait le hasard des transports.

Nous connaissons des cas où ce dernier ne s'exerce qu'à l'intérieur d'une région géographique définie par un climat homogène. Tel est le cas, entre tant d'autres, du Colydiide *Bitoma*

Source : MNHN, Paris

siccana Pascœ connu de Birmanie, Sumatra, des Célèbes, de Nouvelle-Calédonie, de l'île Christmas et des Séchelles.

Mais bien souvent la distribution chevauche plusieurs climats. Ainsi le Colydiide *Euxestus erithacus* Chevr. connu des Antilles (Cuba, Porto Rico, Haïti), d'Amérique tropicale (Colombie, Guyane, Guatemala, Mexique), du Pacifique (Samoa, Hawaï, Nouvelle Calédonie), de l'océan Indien (I. Christmas, Rodriguez), d'Afrique (Sénégal) et d'Europe (France). Et de tels exemples pourraient être multipliés presque à plaisir.

La distribution et l'origine des *Onthophagus* Latr. malgaches va nous en donner une nouvelle démonstration dans notre dition. Alors que la faune éthiopienne comprend près de mille espèces d'*Onthophagus* Latr. et de *Caccobius* Thoms., dont beaucoup à très vaste distribution transafricaine, vivant aussi bien en savane qu'en forêt et à des altitudes très diverses (donc d'indigénation en principe aisée) deux espèces seulement ont été introduites de façon évidente par l'homme à Madagascar : *Onthophagus catta* F. et *O. depressus* Har. Dans certains cas, par exemple pour *Onthophagus unifasciatus* F. et *cervus* F. seuls Onthophages asiatiques ayant colonisé Maurice, on pourrait invoquer l'anthropophilie, puisque la première espèce est responsable, aux Indes, de cas relativement fréquents de scarabiasis; mais cette explication ne saurait être retenue pour les deux Onthophages afro-malgaches dont la présence n'est due qu'au hasard.

On doit souligner que l'introduction accidentelle joue un plus grand rôle, non seulement en valeur relative, mais encore en valeur absolue, dans le domaine insulaire que dans le domaine continental. Une liste des espèces dont la distribution est basée sur les transports accidentels comprend beaucoup plus d'espèces répandues dans les îles que sur les masses continentales. Ici intervient certainement la difficulté d'implantation d'une espèce dans un milieu à faune riche et, en principe, équilibrée, opposée à la facilité d'implantation dans un milieu à faune incomplète, dysharmonique. Invoquer, avec, de Peyerimhoff, l'influence marine (p. 275) est un pur jeu de l'esprit, car la côte d'une grande terre et ses îlots côtiers sont aussi maritimes qu'un atoll isolé. Ainsi s'explique aussi l'incomplète pénétration ou la lenteur d'extension de bien des espèces introduites sur un continent et n'en occupant que des points isolés ou une frange côtière. Parmi les exemples d'implantation en quelque sorte marginale, citons le genre de Prionien *Megopis* Aud. Serv. qui occupe l'Asie, le domaine Pacifique et dont deux espèces sont endémiques aux Mascareignes, une autre vit

Source : MNHN, Paris

aux Mascareignes, à Madagascar, aux Comores et, en Afrique, uniquement au Natal.

Certaines espèces de Lézards, tel *Mabuya comorensis* Peters, vont confirmer les difficultés d'implantation dans une grande terre. *M. comorensis* Peters, en effet, habite le littoral d'Afrique Orientale, Mafia, Zanzibar, les Comores, est représenté par une forme spéciale (*M.c. infralineata* Boettg.) à Europa, mais n'est pas établi à Madagascar.

La distribution du Lézard *Phelsuma madagascariensis* Boul nous donne un autre excellent exemple des difficultés d'implantation dans une zone continentale. L'espèce en effet, en dehors de la région malgache, a atteint, vers l'Ouest, l'île de Pemba sur la côte Orientale d'Afrique et s'y est établie. Par contre, citée de la côte africaine même — ce qui indique qu'elle a pu y parvenir — elle n'y a jamais été retrouvée, sans doute éliminée par la concurrence naturelle. Ce qui ne veut pas dire du reste que cette introduction, se renouvelant, ne puisse finir par aboutir à une indigénation. Dans une large mesure en effet ce sont les faits biologiques et climatiques fortuits qui font immédiatement suite à l'introduction, qui en déterminent le succès ou l'échec.

Deux espèces de Termites, *Cryptotermes domesticus* Hav. et *Dryotribus mimeticus* Horn, inconnues de Madagascar, où elles n'ont sans doute pas pu prendre pied, montrent aussi les avantages qu'offrent les petites îles à l'indigénation.

ELTON, pour des raisons théoriques, a souligné déjà que la pénétration d'une nouvelle espèce est particulièrement difficile dans les communautés polyspécifiques (1).

La facilité d'indigénation dans une petite île, opposée à la difficulté d'indigénation dans une grande terre, nous est montrée avec éclat par le cas d'*Ipomea pes-capræ*. C'est, à Madagascar par exemple, un halophile typique, recouvrant les hauts de la plage, parfois les croûtes calcaires ou les dunes immédiatement derrière le cordon littoral, mais ne pénétrant jamais en altitude, ni même dans l'intérieur des terres. Or, après WIHE, nous avons pu constater que cette espèce colonisait les pentes sud de l'île Rodriguez, jusqu'à près de 200 mètres d'altitude, dans une brousse à Bois d'olive et à *Pandanus heterocarpus* qui n'a plus rien de littoral. Une telle extension n'est rendue possible que par la réduction de la concurrence entre espèces.

(1) Il ajoute, il est vrai que ces communautés sont particulièrement stables, ce qui peut être exact en région tempérée, mais est certainement — nous l'avons déjà indiqué — totalement faux en région tropicale.

Source MNHN, Paris

On a généralement admis que la localisation d'espèces étrangères dans la zone littorale était une preuve de leur origine exogène.

Le cas du *Melanoxanthus melanocephalus* F. montre qu'il ne faut utiliser ce critère qu'avec prudence. Il s'agit là, en effet, d'une espèce manifestement introduite. Or, aux Séchelles, elle a colonisé la forêt primitive endémique et, dans une note inédite de CARIÉ datant d'avant 1914, cet auteur signalait, par contre, qu'elle ne s'observait encore, à Maurice, qu'au-dessous de la cote 300 pieds.

Les Moustiques fournissent quelques exemples remarquables de cette invasion de milieux spécialisés par des espèces eurytopes, dans les îles de faibles dimensions :

Ædes albopictus Skuse, à vaste répartition, connu des trous d'arbre à Madagascar, pénètre, aux Mascareignes, d'après HAMON (*in litt.* dans les phytotelmes des Ravenales, importés dans ces îles. Jamais à Madagascar on ne le trouve dans cet habitat spécialisé;

Ædes simpsoni Théob., de même, pénètre aux Comores dans les Ravenales importés sur ces îles.

Le genre *Toxorhynchites* Théob. par contre, qui dans le reste du monde tropical, colonise les trous d'arbres, ne se rencontre à Madagascar que dans les phytotelmes des Ravenales.

Les trous d'arbre à Madagascar et les phytotelmes de Ravenales ont bien entendu une très riche faune d'autres espèces de Culicides.

L'indigénation peut enfin modifier l'habitat de l'espèce importée, de façon brutale. Un *Opatrum* F. est ainsi localisé à Rodriguez aux laisses de haute mer.

Il est souvent difficile d'affirmer de façon catégorique qu'une espèce est bien réellement introduite dans une région donnée, dans cette recherche, un argument non négligeable nous est fourni par l'aptitude que montrent les espèces congénériques, à être importées accidentellement.

Ainsi le Cérambycide *Stromatium barbatum* F. est une espèce asiatique que l'on retrouve aux Mascareignes, aux Séchelles et à Madagascar, mais pas en Afrique. L'importation de l'espèce dans la région malgache est rendue vraisemblable par la répartition de l'espèce *Stromatium fulvus* Villers, répandue en Méditerranée (et jusqu'en Turkestan et en Perse , mais aussi à Cuba et au Brésil.

a. *Introduction par le vent et les cyclones.* — Le rôle des vents a été souvent discuté Cependant, les recherches sur le plankton aérien, et en particulier celles de BERLAND, ont établi que ce plankton était varié et comprenait même des formes aptères. Il existe du reste des exemples précis de transport par des vents

Source : MNHN, Paris

cycloniques et FLETCHER citant ANDREWS (Monograph of Christmas Island, 1900, p. 301) n'hésite pas à écrire : «we have definite evidence that insects are introduced by winds».

En 1935, J. VINSON signale ainsi le cas du Chrysomélide *Luperoides quaternus* Bech., apparu à Maurice après le cyclone de 1931 et redisparu ensuite. L'espèce est connue de la Réunion.

Sur le plan général des principes, nous avons vu que SEYRIG interprète la distribution de divers Hyménoptères parasites orophiles comme due au rôle des vents. C'est au vent que l'on pourrait attribuer la présence des formes européennes dans la faune montagnarde malgache. Et FLETCHER, se basant sur la distribution des Lépidoptères dans les îles de l'océan Indien, écrit «it seems probable that the wide distribution of so many species (of Lepidoptera) shows the operation of means of dispersal far more regular and efficient than is commonly believed to be the case, and possibly these means may be found to consist in the action of cyclonic storms in combination with the movements of the upper strata of the atmosphere».

Avec la découverte ultérieure des jet-streams de la haute atmosphère on voit toute l'importance de cette notion.

Nous pouvons invoquer certains exemples très démonstratifs :

Il est difficile, en effet, de ne pas faire figurer ici, d'une part, des groupes comme les *Euplœa* F. qui répandus dans tout le domaine austro-oriental atteignent les Mascareignes; d'autre part, les espèces malgaches qui ont atteint la côte orientale d'Afrique, tel *Precis radama* Boisd. Ces formes ont utilisé apparemment les trajectoires normales des cyclones ou des alizés (fig. 38) (1).

D'autres, peut-être grâce aux vents de plus haute altitude, ont franchi le canal de Mozambique dans le sens Ouest-Est, et se sont arrêtés aux Comores (*Precis* Huebn., *Acræa* F. divers), ou ont atteint Madagascar (divers Diptères, en particulier des *Anopheles* Meigen (*pretoriensis* Theob., *flavicosta* Edw.).

ARNOLD (en étudiant les *Sphecidæ* malgaches) indique pour rejeter le rôle des courants aériens, qu'il est inexplicable que ces courants n'aient transporté que certaines formes, et non d'autres, biologiquement identiques et qui auraient dû se laisser transporter aussi facilement. Cette critique ne saurait être retenue :

— d'une part, elle pourrait aussi bien, et même avec beaucoup plus de raison, s'appliquer au passage par voie continentale;

(1) Rappelons que l'on a pu établir que la Jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes*, avait été apportée par le typhon de 1904 des Philippines au Viet nam (P. HUARD et M. DURAND, *Connaissance du Viet-nam*, Hanoï, 1954, 337 p., 132 figs.).

Source : MNHN, Paris

— mais surtout, elle ne fait pas la part de l'indigénation, dont Jeannel, un des premiers, a souligné l'importance, voyant même dans les difficultés d'indigénation un obstacle sans doute plus sérieux qu'il ne l'est en réalité.

La constance des courants aériens (facteur essentiel pour que les transports aient une probabilité raisonnable et l'importance biologique que peuvent prendre ces vents ressortent de l'examen de traits particuliers des diverses îles de notre région. Le fait que le vent y est suffisant pour modeler la végétation et, dans certains cas, les espèces végétales elles-mêmes, montre la durée de cette action, et par la suite le rôle qu'elle peut avoir eu pour les transports accidentels.

Au cap Sainte Marie de Madagascar, une végétation d'arbres, d'un diamètre souvent supérieur à 10 centimètres, est couchée et forme un feutrage complexe au ras du sol. Sur la plaine Corail de l'île Rodriguez, la couronne des Bois d'olive (*Elæodendron orientale* Jacq.) est repliée par le vent vers le sol et se développe en nappe subverticale sous le vent du tronc (pl. XVIII fig. *a*); le *Carissa xylopicron* Thouars présente sur cette même plaine des bosquets coupés obliquement par le vent. Enfin à l'île Maurice, la forêt Maccabée est formée d'un dense peuplement d'arbres à racines largement étalées et enchevêtrées à la surface du sol, fournissant un appui commun contre les cyclones à l'ensemble des arbres ainsi fixés. De plus, dès qu'une coupe est faite dans la forêt, on voit apparaître en bordure de coupe des arbres morts et la végétation vivante s'incurve dans le sens du vent (pl. XVII fig. *a*, sur la selle du Pouce);

b. *Introduction par les courants et les bois flottés.* — L'existence même de courants capables de transporter à distance des arbres ou des fruits est indiscutable. La découverture de débris osseux d'Eléphant sur une plage de l'île Europa en est un excellent exemple. Mais on a souvent affirmé que la lenteur des courants, la longueur des trajets ne permettaient pas au transport de formes vivantes de prendre place.

De nombreux cas de répartition, dans la région malgache, ne peuvent pourtant s'interpréter autrement.

C'est ainsi que le Termite et le Scolytide de l'île Tromelin sont tous deux des formes orientales, inconnues à ce jour de Madagascar; elles n'ont pu venir que de l'Est, et par mer.

De nombreux Elatérides et Eucnémides, qui s'attaquent non pas au bois d'œuvre mais aux bois en partie décomposés, ont une répartition Est-Ouest qui suit de trop près celle des courants marins pour ne pas en être la conséquence.

Source : MNHN, Paris

Rappelons un exemple entre bien d'autres : le *Melanoxanthus melanocephalus* F., Asie tropicale, Mascareignes, Séchelles, Madagascar, Comores, Zanzibar.

Lorsque l'introduction est suffisamment ancienne, elle a pu donner naissance à des endémiques, soit spécifiques, soit génériques, au point que l'origine accidentelle peut être inapparente;

c. *Introduction par l'homme et par les animaux sauvages.* — Tout en sachant que ces introductions sont nombreuses, il est rare que, dans une faune donnée, il soit possible d'en chiffrer avec précision l'importance.

C'est possible cependant pour le cas des liaisons Europe-Amérique du Nord. D'une très minutieuse étude, C.H. LINDROTH (1) conclut que, sur les 900 espèces d'animaux communes aux deux continents, pas moins de 45 p 100 ont été introduites par l'homme Et ces introductions ne portent bien souvent pas sur des formes anthropophiles, de telle sorte que l'examen superficiel de l'éthologie des espèces ne suffit pas à renseigner le chercheur. Le rôle des Insectes terricoles, transportés dans le ballast des anciens voiliers, en est un exemple typique.

D'autre part ces introductions, comme les introductions passives en général, sont largement régies par le hasard.

Ainsi le *Cleridæ Tillus notatus* Klug, largement répandu sur toute l'Asie jusqu'au Japon et à l'Insulinde, existe en outre à Madagascar et au pays de Galles Une telle répartition montre pour cette espèce la possibilité d'acclimatations, d'indigénations, très larges. Et pourtant les circonstances ont fait, qu'introduit avec succès au pays de Galles, l'Insecte n'a pas encore colonisé le reste de la Grande-Bretagne, l'Europe Continentale ou les Etats-Unis.

Dans la région étudiée ici, LESNE a déjà montré le rôle des courants commerciaux dans la distribution des espèces anthropophiles. Un très bon exemple du rôle des anciens courants de navigation nous est donné aussi par le genre de Cérambyciens *Callichromini, Philematium* Thoms Des nombreuses espèces du genre, deux seulement ne sont pas limitées à la région éthiopienne :

P. festivum L. est connu du Sierra Leone et de la Guadeloupe;

P. femorale Ol. d'Afrique tropicale, des Mascareignes et de Cuba. Cette distribution évoque de façon convaincante les mouvements des navires négriers et l'on ne peut qu'admettre que ces deux

(1. C.H LINDROTH The faunal connections betwen Europe and North America. N.Y. et Londres, 344 p., 1957.

Source MNHN, Paris

Philematium Thoms. ont suivi les chargements d'esclaves, au départ de la côte d'Afrique.

D'une façon très générale, bien qu'avec quelques exceptions (*Athhalia malagassa* Sauss., p 361, *Onthophagus depressus* Har) les espèces de la faune malgache manifestement introduites par l'homme sont d'origine orientale, elles se confondent par là encore avec les espèces qui ont pu être amenées par des bois flottés au gré des courants.

En effet, dans la faune malgache, les espèces orientales sont, avant tout, des xylophages ou des corticoles (Elatérides, Eucnémides, Anthribides, Cossonides. *Alænus* Har., Staphylinides Osorieus, Niponiines) ou des espèces humicoles (*Protætia* Burm., aux Mascareignes). Il n'est pas sans intérêt de constater que l'action de l'homme peut aboutir, soit à des distributions discontinues, soit à des distributions plus ou moins continues Celles-ci présentent alors parfois un aspect presque naturel Ainsi le petit genre d'*Anthribidæ Phlœobius* Schonh. (qui comme tous les xylophages est transportable assez aisément) groupe trente-cinq espèces De celles-ci, trente ont une distribution limitée, localisée à une île ou à une aire définie d'une masse continentale; trois ont une répartition orientale étendue; une est afro-malgache; une est connue de l'Australie, la Nouvelle-Guinée, l'Indochine, l'Inde, Madagascar et les Mascareignes.

Il est impossible de comprendre cette dernière répartition autrement que comme l'aboutissement d'une série de transports accidentels mais cette distribution continue, lue sur une carte, évoque une aire australo-lémurienne. Il est également impossible d'invoquer une quelconque différence d'âge et par conséquent de possibilité d'utilisation de quelques ponts de liaisons continentales entre les diverses espèces du genre car ces espèces semblent homogènes et assez étroitement apparentées. Pour bien d'autres espèces distribuées par l'homme, l'image actuelle évoque de même, de façon surprenante, les distributions dites «naturelles».

Se retrouvent pour elles les affinités orientales et les affinités africaines (cf. *Nitidulidæ*, p 167, etc.).

Un exemple précis de l'introduction d'une espèce pouvant simuler une répartition dite naturelle est fournie par *Onthophagus depressus* Har. Cette espèce d'Afrique (et singulièrement d'Afrique Orientale) a été découverte à Madagascar nous l'avons vu en 1953; elle y est localisée à une étroite zone côtière autour de Tuléar, d'Anakao à Manombo, mais y est parfaitement indigénisée; elle a été découverte à Maurice en 1921 et y paraît moins solidement implantée.

Source : MNHN, Paris

Dans les deux cas l'introduction accidentelle est évidente.

Or, l'aire occupée est typique de nombreuses autres espèces et surtout de nombreux autres genres, que l'on considère comme établissant la réalité d'une région malgache ou de liaisons afro-malgaches posterétacées.

La seule différence entre distribution naturelle et artificielle peut être que les formes orientales se rencontreraient, avec une fréquence particulière, parmi les espèces non endémiques. Ce dont les courants humains rendent fort bien compte.

On a souvent, dans le passé, insisté sur l'importance des introductions de faune, surtout aquatique, par les animaux sauvages et singulièrement les Oiseaux. S'il est peut-être prudent de ne pas exagérer l'importance de ces introductions, il ne faut pas oublier les extraordinaires parcours effectués par de nombreux Oiseaux, et le fait que, même pour des Oiseaux migrateurs réguliers, les itinéraires ne se font pas toujours sans écarts considérables.

Une bonne démonstration de ces écarts de distribution nous est fournie par les Pétrels géants.

Sur 1.400 Pétrels géants marqués en février 1958 aux Orkneys du Sud, 47 ont été repris, les captures se répartissent comme suit :

Australie et Nouvelle-Zélande . . .	29
Afrique du Sud	15
Angola .	1
Mozambique	1
Madagascar (observation I.R.S.M.)	1

Ainsi sur 47 Oiseaux, on peut considérer que 3 au moins se sont égarés fort loin de leurs zones normales, et bien en dehors des régions climatiquement favorables. Le fait est à retenir à la fois comme preuve de l'ampleur des déplacements en quelque sorte secondaires, et aussi parce que ces Oiseaux égarés peuvent étendre, de façon aberrante, la distribution d'espèces parasites ou simplement accidentellement transportées. Etant donné que l'on signale la capture des Pétrels géants à peu près une fois tous les trois ans sur les côtes malgaches, la fréquence de ces anomalies paraît importante.

Nous n'avons qu'assez peu de données sur les migrations des Oiseaux malgaches pour y rechercher des explications à la distribution d'autres formes. Les migrations connues comprennent des mouvements à l'intérieur de l'Ile et des migrations externes.

Migrations internes. On sait que nombre d'Oiseaux, et en particulier les Oiseaux d'eau et de marais (Hérons, Canards) ainsi que les Guêpiers, effectuent des mouvements verticaux, entre la

Source : MNHN, Paris

BIBL MUSEUM PARIS

Fig. 120. — Principales directions des migrations d'Oiseaux intéressant Madagascar

Source : MNHN, Paris

Planche XXIII. Formes de coloration (dessous) de *Charaxes zoolina betsimisaraka* forma ar. *betanimena*, capturées en avril à Lambomakandro.

Source : MNHN, Paris

Côte et les Hauts-Plateaux, suivant la saison. Dans l'ensemble ces mouvements amènent des Oiseaux côtiers sur les Plateaux en saison chaude. La migration qui pour les Pique-bœufs revêt parfois une très grande importance se fait en général par étapes au long des fleuves et peut par suite contribuer à mélanger les faunes aquatiques.

Migrations externes. Celles-ci s'ordonnent autour de deux directions principales (fig. 120).

Des migrations Nord-Sud, à la vérité très peu nombreuses, car on ne peut guère y rattacher que l'Hirondelle domestique d'Europe, qui n'avait pas été signalée de Madagascar avant 1930, mais y a été capturée depuis, en particulier à Tuléar, assez souvent. Peut-être faut-il y ajouter *Tringa ochropus* L. et *Limosa lapponica* (L. dont la présence demeure douteuse.

Des migrations Est-Ouest. Celles-ci sont plus fréquentes. Citons parmi les Oiseaux circulant entre Madagascar et l'Afrique :

Merops superciliaris L., qui s'observe en Afrique, de mai à septembre.

Eurystomus glaucurus (Müller), qui se reproduit, en saison chaude, à Madagascar, et passe la saison fraîche (avril-octobre) en Afrique.

Cuculus poliocephalus rochei Hartlaub, qui se reproduit à Madagascar et passe la saison sèche en Afrique.

Toute une série d'Oiseaux de marais (*Xenus* Kaup, *Actitis* Ill., *Tringa* L., *Numenius* Moehr., *Sterna* L.).

Ardeola idæ (Hartlaub.).

Stercorarius parasiticus (L.).

Les adversaires du rôle des transports passifs se basent, nous l'avons dit, sur le fait que ceux-ci ne rendraient pas compte de la présence de groupes taxonomiques homogènes. JEANNEL en parlant des Psélaphides écrit «d'ailleurs des transports passifs rendraient compte, à la rigueur, d'apports hétérogènes d'espèces de groupes divers, mais non d'un groupe homogène comme l'est celui de ces *Tyrina*».

Il n'est pas sans intérêt d'opposer ce point de vue à celui de ZIMMERMAN qui écrit à propos de la faune des îles Hawaï «While therefore, the apodemic [non endémiques, mais indigénises] genera are usually very distinct or remote from one another, the endemic are often closely allied genera; these agregates being generally more remote one from another than do the individual genera composing them».

Source : MNHN, Paris

Même en introduisant les genres non endémiques, l'analogie biologique entre genres d'un même groupe taxonomique est en faveur d'une égale facilité à traverser accidentellement les mers. Pour les groupes endémiques, l'exemple des Hawaï montre en outre qu'il suffit de l'arrivée d'un *seul* ancêtre pour qu'un groupe se forme et s'épanouisse.

D'autre part, il ne faudrait pas croire que soit considérée comme indispensable la présence, des deux côtés d'un bras de mer, de deux faunes comparables pour que soit invoquée l'existence d'une ancienne liaison terrestre. Parlant toujours de la faune des Psélaphides malgaches, JEANNEL écrit «seules les lignées de la faune africaine ayant atteint ces terres sudafricano-malgaches avant la fin du Crétacé ont peuplé Madagascar. Ainsi s'expliquent les lacunes considérables dans la composition de la faune malgache comparée à celle de l'Afrique intertropicale».

Mais, en fait, de nombreux éléments très archaïques de la faune sud-africaine, éléments qui se retrouvent en Amérique du Sud ou en Australie; *Chiasognathinæ*, *Bolbocerinæ*, Hépialides, *Presba* Barn., etc. font justement défaut à Madagascar.

Si le passage par une liaison terrestre intercontinentale fonctionne à la manière d'un filtre, il devient difficile de le distinguer du transport passif qui, par définition, se comporte lui aussi comme un filtre.

Dans ce qui précède nous avons montré quelques exemples d'indigénation d'espèces importées accidentellement, constaté les limites de ces importations, les difficultés qu'elles rencontrent et la part qu'elles peuvent prendre dans le peuplement d'une région

Signalons encore que, pour la seule année 1959, 119 espèces d'Insectes ont été signalées pour la première fois de Maurice Rappelons les listes d'Insectes indigénisés que publient périodiquement les entomologistes hawaïens.

Nous avons laissé de côté l'influence de l'indigénation d'une espèce importée sur la faune primitive. De bons exemples classiques en ont été donnés, tels les méfaits des Chèvres à Ascension, des Truites en Nouvelle-Zélande etc.

On a moins souvent décrit l'impact d'une végétation adventice sur des formations végétales naturelles.

Déjà à Madagascar, nous avions vu l'extension de proche en proche des Agaves dans le bush à *Alluaudia*, extension qui paraît menacer celui-ci.

A l'île Maurice, le Goyavier de Chine et l'*Ardisia* envahissent les formations forestières indigènes et rendent toute régénération naturelle pour le moins très difficile Des expériences d'éradication

Source : MNHN, Paris

locale de ces deux plantes sont en cours sous la direction du Dr VAUGHAN; elles doivent apporter de précieux renseignements sur l'évolution de la forêt indigène et, peut-être, en permettre la préservation.

A Rodriguez, l'élément étranger envahissant comprend l'*Eugenia jambos* (Jamrose) et le *Leucæna* (Acacia).

Le développement du second est freiné sans doute par la récolte de ses graines qui sont l'objet d'un commerce d'exportation assez actif; par contre, rien ne vient limiter l'invasion des Jamroses. Ceux-ci forment des masses compactes, homogènes, extraordinairement denses, de plantes toutes du même âge, qui submergent littéralement la végétation native Aucune régénération n'est plus possible et peu à peu les formations indigènes (la forêt à *Elæocarpus* et *Calvaria*) se résolvent en pieds isolés d'*Elæocarpus*, de *Terminalia*, etc. discontinus. L'influence sur la faune ne paraît pas, au premier abord, absolument désastreuse et les pieds isolés de Bois d'Olive, de *Pandanus heterocarpus* ou de Bois d'ébène continuent à nourrir une faune spécifique relativement riche (*Cratopus* Schoenh., Cossonides, Tingides, Anthribides, etc.) Mais, à moins de sévères mesures d'éradication continue, on peut affirmer qu'en moins d'un siècle il ne survivra plus d'arbres indigènes dans la zone boisée des Hauts Les observations de WIEHE il y a dix-huit ans, rapprochées des nôtres en 1959, montrent en effet l'extrême rapidité de la destruction actuelle des formations naturelles Ce n'est que dans les prairies des zones de pâturage que des pieds isolés d'arbres pourront peut-être, grâce à quelques creux de rochers inaccessibles au bétail, continuer à se reproduire.

La faune du Bois d'Olive est du reste nettement plus riche actuellement sur les pieds isolés, battus des vents, de la plaine Corail que sur ceux de la Grande Montagne ou de la Montagne Bois-Noir, pourtant situés en forêt En particulier les Elatérides, les Eumolpides, et peut-être le *Sponsor rodriganus* Lesne, sont absents en altitude.

Si le fait est constant, on ne peut pour l'expliquer qu'invoquer l'influence étouffante des taillis de Jamrose, et la surabondance des Fourmis en ambiance forestière. Surabondance due au climat particulier créé par le Jamrosier et aux Cochenilles (*Icerya seychellarum* Westw.) qui y pullulent. On assisterait ainsi, peut-être, à l'inverse de ce que ZIMMERMAN décrit aux îles Hawaï, où la faune endémique est pratiquement exterminée, au-dessous de 2.000 mètres d'altitude, par *Pheidole megacephala* F.

Source : MNHN, Paris

Des faits semblables doivent se retrouver dans le sillage d'espèces animales indigénisées, même si leur étude n'a pas encore été faite, et s'avère plus délicate.

L'importance des barrieres géographiques dans le transport passif et la répartition des espèces

Nous avons montré que Mayotte, à environ 300 kilomètres de la côte malgache et Aldabra, à quelque 500 kilometres de la pointe nord de Madagascar, avaient reçu de très nombreux éléments faunistiques malgaches qui, en apparence, avaient pu franchir cette distance sans difficultés. De récentes observations de BRUUN et KILLEBRICH (1) montrent par contre que le détroit séparant Bali de Lombok, qui ne mesure pas plus de 340 mètres de profondeur, et est très étroit, a constitué une barrière infranchissable pour de très nombreuses espèces.

La ligne de Wallace, entre Bali et Lombok, sépare, entre autres, des faunes de Poissons d'eau douce totalement dissemblables : 12 familles et 100 espèces à l'Ouest contre 4 familles et 5 espèces, dont 3 transportées par l'homme, à l'Est.

A Madagascar même, la Betsiboka, par exemple, sépare l'aire de répartition de deux formes bien distinctes, si voisines, de *Propithecus* Bennett.

Dans le même ordre d'idées, VINSON (*Proc. royar Soc. Arts Sci. Mauritius*, I, 1950, p. 32-52) souligne les différences existant entre la faune de l'île Ronde (environ 200 hectares de superficie, à 25 kilomètres de l'île Maurice vers le Nord Nord-Est; sur un socle sous-marin de 50 mètres de profondeur, île née de volcans sous-marins) et celle de l'île Maurice.

Il signale comme propres à l'île Ronde deux Boïdés : *Casarea dussumieri* (Schlegel) et *Bolyeria multicarinata* Boïe, et deux Lézards : *Phelsuma güntheri* Boul. et *Scincus telfairii* Desjard Un autre Lézard, *Scincus bojeri* Desjard. se retrouve à l'île Plate et sur les îlots de Mahébourg, mais pas à Maurice. Enfin, un Pédipalpe, connu de l'île Ronde, se retrouve aux Séchelles et à Zanzibar, mais pas à Maurice.

En réalité ces dissemblables entre Maurice et l'île Ronde tiennent à des causes très diverses.

---

(1) A F BRUUN et A KILLEBRICH. — Bathymetrical features of the Bali Lombok Strait — *Marine Research in Indonesia*, III, 1957, p. 1-6.

Source : MNHN, Paris

Les Boïdés de l'île Ronde ont au moins des parents dans les Boïdés fossiles de l'île Maurice (un *Casarea* serait subfossile dans les dépôts de la mare aux Songes).

Phelsuma guntheri Boul. est une forme géante — donc en voie d'extinction naturelle — et est proche de *Phelsuma newtonii* Boul., espèce subfossile de Rodriguez (1); peut-être a-t-elle disparu de l'île Maurice.

Scincus bojeri Desj. est connu comme espèce éteinte à l'île Maurice.

Pour ces Vertébrés, l'île Ronde a donc servi simplement de refuge. Et l'on peut rapprocher cette distribution de la survie du Chou de Kerguélen dans les îles du golfe de Morbihan où les Lapins de Kerguélen n'ont pu prendre pied. La disparition des Lézards et Serpents de Maurice a pu être hâtée par le cortège d'animaux domestiques amenés par l'homme.

Pour le Pédipalpe, il semble ne pouvoir s'agir — l'île Ronde n'étant pas fréquentée par les navires — que d'un cas typique d'arrivée accidentelle et d'indigénation. Le hasard des transports rend seul compte de sa présence à l'île Ronde et de son absence de Maurice.

Ces faits, en apparence contradictoires, n'en établissent pas moins, et l'efficacité de barrières géographiques qui sembleraient mineures, et le fait que des facteurs physiques tels que les vents ou les courants, lorsqu'ils s'exercent de façon suivie dans une région donnée, peuvent se jouer de barrières qui paraîtraient infiniment plus efficaces. Ils montrent la nécessité absolue d'une analyse des barrières géographiques non plus en fonction de leurs caractères propres, mais dans le contexte climatique aussi bien qu'historique.

1) Hofstetter, il est vrai, propose de créer un genre particulier, pour les *Phelsuma* géants, subfossiles, des Mascareignes.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Il est des moments où une synthèse fût-elle en apparence prématurée, rend plus de services que beaucoup de travaux d'analyse, où, en d'autres termes, il importe surtout de bien énoncer, les questions, plutôt, pour l'instant, que de chercher à les résoudre.

(M. Bloch, *Les caractères originaux de l'histoire rurale française* I, p. VII, Paris, A. Colin, 1955.)

Au terme de cette étude, dont le caractère préliminaire apparaît à chaque page, il peut sembler imprudent de tenter de poser des principes et de tirer des conclusions fermes.

Les progrès réalisés sont cependant tels, depuis quatorze ans, qu'il serait critiquable de ne pas faire un effort de synthèse, si prudent soit-il.

Et tout d'abord rappelons que, dans ces quatorze années, tous les groupes zoologiques de la faune malgache se sont vus enrichir de nouvelles unités. La modicité des découvertes parmi les Vertébrés (Batraciens exclus), comme parmi les Rhopalocères (Satyrides exclus) nous permet de considérer ces groupes comme raisonnablement connus; rappelons en effet que n'ont été décrits comme nouveaux, en cette période, qu'une Chauve-Souris, un Rat, deux sous-espèces d'Oiseaux, deux Poissons d'eau douce, quelques Reptiles, un Lycénide.

Pour ce qui est des Batraciens, au contraire, et sans doute en partie à cause de l'insuffisance et des difficultés de leur étude, les découvertes, sans modifier sensiblement nos connaissances, ont été nombreuses et sont certainement encore bien incomplètes.

Pour tous les autres groupes d'animaux, les nouvelles trouvailles ont totalement bouleversé les travaux antérieurs Non seulement bon nombre d'ordres inconnus jusqu'ici à Madagascar y ont été repérés, mais le nombre d'espèces et de genres nouveaux décrits l'emporte souvent de très loin sur ce qui était connu antérieurement de la Grande Ile

L'ampleur même de ces découvertes souligne cependant l'insuffisance de nos connaissances et nous impose une sage réserve dans l'interprétation des faits connus.

Source : MNHN, Paris

Des groupes entiers, que des prospections préliminaires, dans des habitats particuliers, ont permis de découvrir, semblent devoir être très richement représentés, mais ne sont encore qu'à peine récoltés ou (et tel est le cas des Staphylinides endogées) à peine étudiés.

D'autres groupes, et en particulier les formes parasites, relèvent d'élevages méthodiques qui n'ont pu être entrepris, et encore à échelle limitée, que pour la région de Tananarive, de toutes la moins riche en formes remarquables.

Quelques milieux biologiques, enfin, tels la voûte forestière, et plusieurs secteurs géographiques, n'ont pas encore été l'objet d'études.

Une connaissance satisfaisante de la faune malgache ne sera acquise que lorsque les recherches sur le terrain et au laboratoire auront porté aussi sur ces milieux et ces groupes. L'effort de recherche future devrait s'appliquer en particulier à la faune phréatique; à la faune endogée; aux mineurs de feuilles; aux parasites; à certaines stations du Centre-Nord (Ambohimiravavy, plateau de Bemanevika), du Sambirano (Manongarivo), de l'Est (montagnes derrière Vohémar, Mahakiry, secteur sud montagneux), de l'Extrême-Sud (dunes de la Linta), de l'Ouest (Bongolava).

Quoi qu'il en soit, des connaissances obtenues à ce jour nous pouvons déduire un certain nombre de traits de la faune malgache.

Celle-ci est aussi remarquable par l'*extrême richesse* de certains groupes, que par l'*absence* ou la faible représentation d'autres groupes parfois très proches.

Les groupes bien développés à Madagascar peuvent être totalement endémiques ou afro-malgaches; ils peuvent correspondre à la survivance de formes en voie de disparition ailleurs (cas des Lémuriens), ou à la diversification locale de groupes richement représentés dans le reste de leur aire.

Dans presque tous les ordres, ou sous ordres, l'opposition entre groupes à intense spéciation locale et groupes non diversifiés, est un trait frappant.

Les lacunes de la faune ne peuvent être considérées comme dues à l'absence actuelle ou passée de biotopes ou de niches écologiques convenables, ceux-ci existant et n'étant parfois pas occupés; elles ne peuvent qu'exceptionnellement (cas de l'*Hippopotamus lemerlei* Grand.) provenir de disparitions ultérieures d'espèces ayant existé à un moment donné dans l'Ile, car de nombreuses formes archaïques, absentes de l'Afrique, se maintiennent dans l'Ile.

La faune malgache se présente donc comme *archaïque, conservatrice, mais atteinte, de façon très inégale, d'une intense*

Source : MNHN, Paris

spéciation. Cette spéciation peut être géographique, mais est surtout sympatrique (à l'opposé de la spéciation botanique, principalement géographique) soulignant ainsi la faible importance des forces de tension nées de la sélection naturelle.

Tous ces caractères assimilent Madagascar à un milieu clos, dont l'évolution s'est faite après l'isolement, et qui n'a plus ensuite reçu que des apports accidentels, relativement peu importants. Milieu clos qui aurait eu bien des traits d'une place vide.

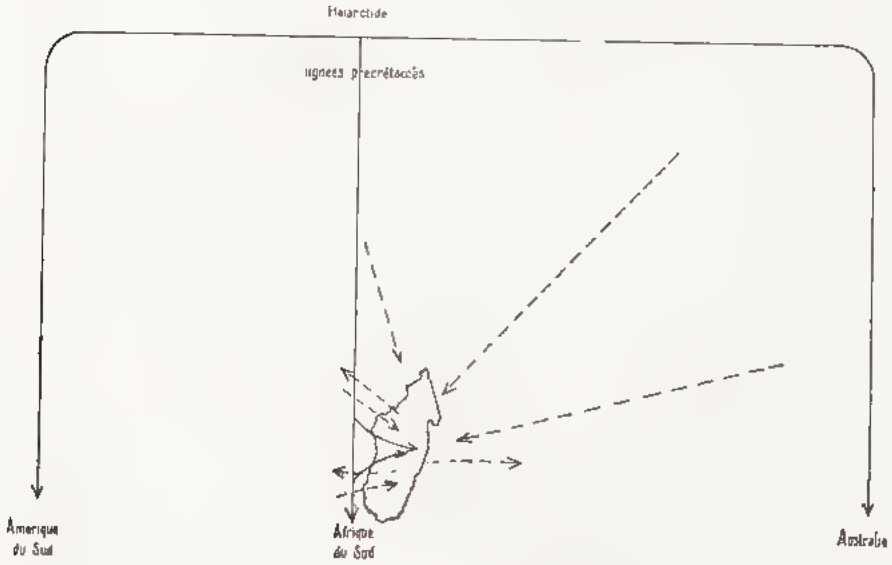


Fig. 121. — Schéma de l'origine de la faune malgache : en traits pleins les mouvements empruntant la voie de terre; en traits interrompus les transports passifs.

Certes, on a peu l'habitude de penser en termes de places vides à l'échelle des continents, à moins d'invoquer soit des submersions, soit des glaciations. Cependant l'idée a déjà frappé des botanistes et Good n'a pas hésité à écrire «Australia may... have afforded something of a partial floristic vacuum into which plants from Melanesia would have flown quickly and easily».

Le renouvellement à peu près total des faunes entomologiques fossiles — pour le peu qu'on en connaît — entre le secondaire et le tertiaire, peut fort bien avoir entraîné la création de vides importants dans des masses insulaires ou continentales de grande taille, isolées au cours du secondaire, car, si ce renouvellement s'est fait en partie par le jeu de la concurrence, entre de nouvelles formes non spécialisées et les éléments anciens spécialisés, il a été

Source : MNHN, Paris

certainement accéléré par la simple extinction de formes sénescentes dont nous avons bien des exemples, dans la faune malgache entre autres, à des époques plus récentes

Ce renouvellement a pu, d'autre part, provoquer une première manifestation de la dérive génétique, s'exerçant sur une faune appauvrie et aboutissant à la formation de types nouveaux.

Les affinités de la faune malgache peuvent s'expliquer en supposant jusqu'au Crétacé, période de la séparation entre l'Ile et l'Afrique, des mouvements de la faune N-S amenant dans les territoires excentriques (presqu'îles), selon le schéma de J. MILLOT, des immigrants successifs de groupes disparaissant ailleurs. Ce sont les plus anciens de ces immigrants qui forment le groupe des éléments austraux et celui des éléments néotropicaux, et sans doute aussi celui des éléments sudamadiens (*sensu* JEANNEL).

La masse de la faune est d'origine africaine.

Si certains des afro-malgaches proviennent d'une zone méridionale pour laquelle R. JEANNEL a proposé le terme de Sudamadie, d'autres, en très grand nombre, ne paraissent pas avoir pénétré au Sud-Afrique, et n'ont pu venir que d'Afrique Orientale.

Quelques éléments ont une répartition de type maritime, localisée de façon plus ou moins large aux zones insulaires indo-pacifiques. Leur transport a été réalisé par voie accidentelle.

Enfin un certain nombre de taxa sont d'affinités orientales Celles-ci peuvent s'expliquer parfois (le cas des xylophages est de beaucoup le plus fréquent) par des transports passifs à travers l'océan Indien. Courants et vents cycloniques d'altitude ont certainement facilité ces transports dont la comparaison des faunes de Rodriguez, Maurice et Madagascar montre l'affaiblissement d'Est en Ouest.

Le peuplement du domaine micronésien de la région considérée permet d'etablir que, sans que l'ensemble des places vides soit jamais occupé, la faune d'iles de même type physique est proportionnelle à leur surface, et donc aux chances d'impacts entre les animaux transportés accidentellement et les buts

On note, aussi, que l'indigénation de nouveaux immigrants est d'autant plus aisée que le domaine colonisé a une faune plus réduite. Les indigénations sont donc infiniment plus faciles sur les petites îles océaniennes que sur les îles hautes.

Dans ce qui précède, nous avons tenté d'analyser la biogéographie malgache sans évoquer les grands systèmes proposés jusqu'ici Lémurie, Continent de Gondwana, dérive continentale, etc , sans chercher à pénétrer en somme le mécanisme du peuplement. Notre propos était, d'abord, de présenter les faits tels

Source : MNHN, Paris

qu'ils apparaissent, de les comparer, et d'en dégager les grands traits du peuplement. Mais notre étude serait incomplète si nous ne tentions de replacer nos observations dans le cadre de la biogéographie classique, de celle qui, sauf rares exceptions, s'attache à reconstruire la figure de la terre aux époques révolues.

Ceci nous oblige à passer en revue les quatre attitudes fondamentales qui ont été reconnues jusqu'ici en face des problèmes de répartition des animaux (ou des plantes). Ces attitudes, à leur tour, se regroupant en deux tendances opposées

A. — La répartition des animaux se fait uniquement (ou presque uniquement) grâce à des liaisons intercontinentales. Ces liaisons peuvent être établies :

a. Dans l'hypothèse de l'immobilisme des pôles et des continents :

1° Par des ponts plus ou moins temporaires, établissant des liaisons entre continents ou îles aujourd'hui séparés. On établit ces ponts en recherchant et regroupant des zones à faunes affines;

2° Par la progressive désintégration de masses continentales initiales, la destruction de ces masses ayant déterminé des axes, des voies de migration, et des portails privilégiés (concept de L. Croizat). On établit ces voies en reliant entre elles, sur la carte, les diverses unités taxonomiques d'un groupe de rang élevé et en cherchant, par l'ancienneté comparée de ces unités, à définir le sens des mouvements.

b. Dans l'hypothèse de Wegener, par les mouvements entre masses continentales.

B. La répartition des animaux se fait en grande partie grâce au pouvoir naturel de dissémination et d'indigénation des espèces. La preuve de ce type de répartition est cherchée dans les anomalies du peuplement et dans la superposition entre des répartitions types et celles des courants marins, aériens ou commerciaux

Cette opposition théorique accompagne une opposition égale dans la définition de l'origine des faunes (et des flores).

Pour les auteurs qui ont choisi les diverses formes de la première option, les faunes sont, en règle générale, d'origine australe et ont gagné secondairement l'hémisphère Nord. L'échelonnement Sud-Nord des formes de plus en plus «récentes» serait une preuve de cette origine australe, l'origine holarctique serait un mythe.

Source : MNHN, Paris

Pour les tenants de la seconde option, les faunes sont d'origine nordique et se sont écoulées naturellement et de façon continuelle du Nord au Sud. L'échelonnement Sud-Nord des formes de plus en plus «récentes» serait une preuve de cette origine nordique La Gondwanie serait un mythe.

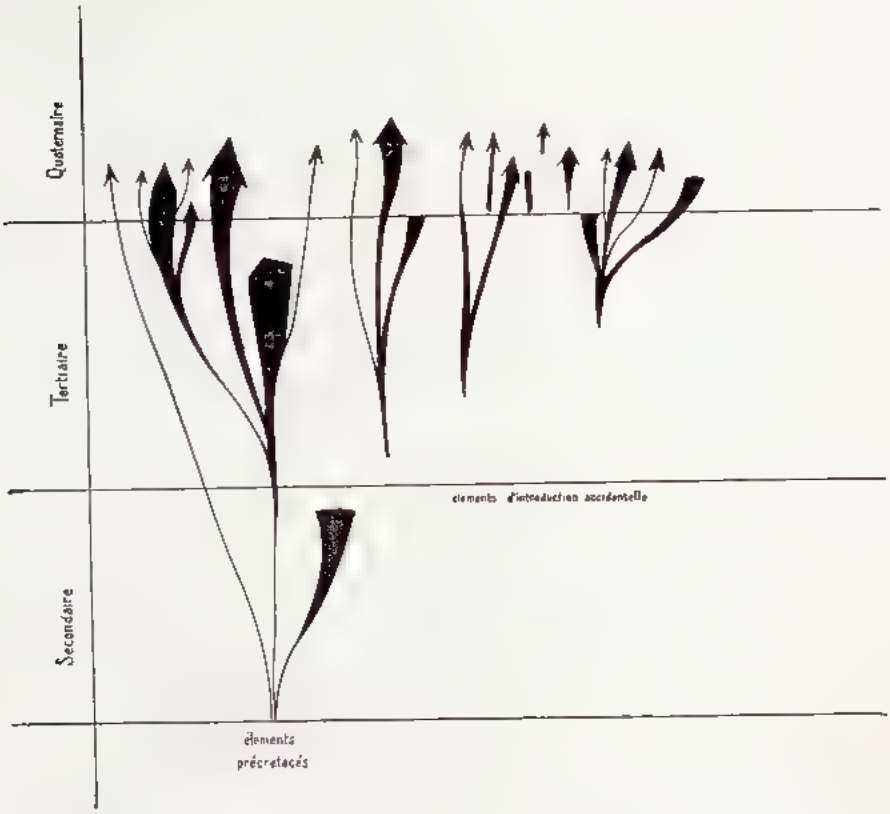


Fig. 122. - Schéma de l'évolution et de la constitution de la faune malgache

Nous ne voudrions pas, en prenant parti dans ce débat, marqué par une extraordinaire et bien inutile passion, nous écarter des données de fait L'importance même, pour la compréhension des mécanismes du peuplement du monde, des problèmes posés, nous fait en effet un devoir de les aborder aussi lucidement et sereinement que possible. L'insulte ou l'ironie n'ont jamais rien ajouté à une démonstration.

Mais de ce qui précède ressort déjà que le raisonnement seul, travaillant sur les cartes, les listes faunistiques ou les catalogues, ne pourra permettre de résoudre l'opposition. Puisque les deux

Source : MNHN, Paris

parties estiment que l'image actuelle de la répartition des faunes justifie leur théorie et condamne celle de leurs adversaires, puisque CROIZAT et MILLOT, par exemple, traçant la carte de répartition actuelle (et parfois fossile) d'un groupe animal, basent sur cette répartition des conclusions diamétralement opposées, l'exploitation pure et simple des *faits* de la distribution animale ne nous donnera aucune certitude Celle-ci, nous ne pouvons la chercher qu'en découvrant des fautes de méthode dans l'un ou l'autre des raisonnements contradictoires, en faisant appel à des principes non encore systématiquement employés ou négligés par l'une ou par l'autre des écoles en présence ou en mettant en évidence des faits nouveaux.

Un premier principe, trop souvent négligé, est le principe d'économie. De deux explications également plausibles la meilleure (ce qui ne veut pas dire la vraie) sera celle qui sera la plus simple. La différence d'échelle entre une - ou serait-ce cent — espèces, d'une part, et l'existence de la Lémurie de l'autre, explique la séduction qu'offrent les grandes conceptions biogéographiques, mais aussi leur faiblesse. Cela, MILLOT, de CAYLUX, FURON l'ont bien senti L'instrument d'explication est sauf lorsque nous ramenons le problème à un tracé cartographique sans commune mesure avec le problème.

Le second principe, presque toujours oublié, est que rien ne justifie l'intervention dans le passé de facteurs différents des facteurs actuels. Des affirmations comme celle de CROIZAT : «The outlines of the world that was when the Angiosperms began to migrate, or migrated more vigorously» porte encore la marque des concepts de CUVIER et de d'ORBIGNY sur les révolutions du globe.

Polémiques et historiques variés ayant été nombreux depuis une dizaine d'années, nous supposerons connues les positions qui s'affrontent, leur arsenal et les écoles qui les soutiennent.

Notre propos se limite, volontairement, ici, au domaine insulaire de l'océan Indien Occidental. Que si, d'aventure, nous parvenons à établir la vanité d'hypothèses antérieures, nous n'entendrons celle-ci que pour le seul secteur géographique considéré et ne songeons pas à l'étendre aux problèmes du Pacifique ou de l'Atlantique. A ceux qui voudraient passer du particulier, ici analysé, au général, nous répondrions que seule une connaissance détaillée des faunes justifierait leur tentative. Et cette connaissance ne nous paraît pas encore suffisamment acquise

Pour évaluer la portée des théories biogéographiques, il nous faut garder sans cesse présent à l'esprit que *toutes* les théories

Source : MNHN, Paris

proposées sont également en mesure d'expliquer *toutes* les distributions observées, qu'elles proposent toujours des systèmes cohérents et où les faits découverts postérieurement, et si aberrants soient-ils, s'intègrent toujours aisément.

En évoquant à nouveau le «désordre géologique» souligné par FURON, cette parfaite concordance entre les théories et la masse écrasante des faits observés semble établir qu'entre la théorie et les faits existe une différence d'échelle et que la concordance constatée ne peut être qu'illusion, due sans doute à ce que des principes généraux, absolument indépendants des reconstructions paléogéographiques fondées sur la faune actuelle, régissent le peuplement animal Parmi ces principes sont ceux qui fixent les possibilités de transport et d'indigénation des espèces animales.

Nous dirions volontiers qu'il existe une biogéographie des genres et des espèces, faite d'écologie, d'éthologie et de paléogéographie, de la fin du secondaire, du tertiaire et du quaternaire; mais qu'il ne saurait exister de biogéographie des familles, du primaire ou du secondaire, que descriptive, énumérative, écologique, mais pas explicative et surtout pas susceptible de relayer la géologie dans la définition des mouvements de l'écorce terrestre.

Ce n'est pas là diminuer la biogéographie, c'est bien plutôt lui trouver le plus noble des champs d'application, celui qui traite du vivant et du réel, et non de l'imaginaire.

Avant de choisir entre les diverses théories et de tenter de donner un tableau du mécanisme du peuplement de Madagascar, il nous faut rappeler quelques faits qui nous aideront dans notre choix.

Nous avons montré dans ce qui précède que rien ne vient apporter la preuve biologique de liaisons terrestres de Madagascar, ni avec des îles comme les Mascareignes, ni avec l'Asie. Les affinités notées peuvent, dans certains cas, se rattacher à de simples faits de convergence, et la démonstration de ces faits (*Neocolpodes* par JEANNEL; *Dipseudopsis* par ROSS) pour être très récente n'en oblige pas moins à en admettre un plus vaste champ d'application.

Dans d'autres cas, les affinités relèvent indiscutablement des transports accidentels, et la démonstration récente de ces cas dans les Petites Iles oblige à en postuler la fréquence pour les bien plus riches faunes des Grandes Iles.

Par ailleurs la «filtration» de la faune orientale vers Madagascar, ou de la faune malgache vers Rodriguez, montre de telles lacunes que l'on ne peut y voir l'écoulement d'un peuplement animal entier au long de quelque arête continentale, mais bien plutôt le transport

Source : MNHN, Paris

accidentel d'animaux particulièrement adaptés à ce transport, à travers des étendues marines

Enfin le cas des *Erymnochelys* Baur établit la disparition aux époques géologiques de formes africaines qui ne survivent plus qu'à Madagascar et en Amérique du Sud, sans nécessiter de liaisons directes entre ces deux terres. Des dispositions analogues doivent exister pour bien des formes indo-malgaches.

Mais il s'agit plus là de probabilités que de certitudes. Ce n'est donc pas de la biologie que nous pourrons obtenir une réponse catégorique et ce n'est que la géologie ou la géographie physique qui pourra, peut-être, nous la donner.

Or, l'absence de dépôts géologiques datables, sur toutes les îles volcaniques ou coralliennes de la dition, ne nous fournit aucune base de jugement. L'ampleur des phénomènes volcaniques peut en outre avoir éliminé les dépôts géologiques, par rejet dans les profondeurs marines ou par recouvrement, et leur absence ne prouve donc même pas leur inexistence.

Mais la géographie sous-marine est de nature à nous aider puissamment. Les découvertes récentes de hauts-fonds, véritables montagnes sous-marines, par l'*Alidade* dans le Canal de Moçambique, et par le *Vitiaz* au nord de Tromelin; l'existence de lignes de sismicité préférentielle démontrées par le R.P Poisson, indiquent bien une grande instabilité du fond de l'océan Indien Occidental et de ses annexes Moçambiques Mais cette instabilité s'exerce dans une série de bassins très profonds, et même certaines zones considérées autrefois comme formant des plateaux surélevés, telles les Comores, ont fourni, aux récentes campagnes de sondages (*Calypso*), de profondes fosses étendues, séparant des pitons isolés (1).

D'autre part, les carottes et les enregistrements du *Vitiaz* (1959-1960, communication orale du Pr. Bogorov) ont établi la présence dans l'océan Indien Central et Occidental de trois types de modelés :

— Des fosses et des plateaux recouverts par jusqu'à 2.000 mètres de sédiments en apparence homogènes, meubles, fournissant à la sismique expérimentale des réponses uniformes;

- Des plateaux nus, ou ne portant d'autres sédiments que des dents de Requins, mais ces plateaux sont balayés par d'actifs courants qui peuvent chasser les sédiments au fur et à mesure de leur dépôt, l'absence de sédiments n'y est donc pas significative;

(1) Il n'existerait tout au plus d'après Millot, *in litt.*, qu'un seul seuil entre les Comores, celui reliant, à 750 mètres, la Grande-Comore à Mohéli.

Source : MNHN, Paris

— Des montagnes sous-marines aux arêtes vives, en roche nue et massive.

Les sédiments meubles ont été prélevés sur des épaisseurs de 15 mètres environ (soit pour une période de + 400.000 ans). Ils montrent de haut en bas une couche assez mince d'argile rouge, suivie d'une forte épaisseur de sédiments calcaires, puis d'une nouvelle couche d'argile rouge. Cette variation établit que la profondeur de l'océan a subi, pendant cette période, des oscillations de l'ordre de 1.000 mètres (celles même que nous avions admises, après Bourcart, pour le Pontien). Mais nous avons signalé que même la profondeur de 1.000 mètres ne nous amène pas à des contours géographiques sensiblement différents de ceux d'aujourd'hui

En outre l'épaisseur considérable de sédiments homogènes reconnue oblige à admettre que l'océan Indien a été le siège de processus de sédimentation marine continus pendant tout le tertiaire, sans intervention, au large, de sédiments terrigènes.

Par ailleurs l'étude des roches prélevées à 3.385 mètres de profondeur sur la Carlsberg ridge, qui se développe de Gardafui vers le S.-E., a permis à Wiseman d'établir que le plancher de l'océan Indien différait caractéristiquement (chimiquement et radiologiquement) des plateaux type Dekkan; que les basaltes sont de type subaqueux et d'origine sous-marine.

Nous voyons donc que rien ne vient appuyer l'idée de jonctions terrestres post-crétacées entre Madagascar et les îles de la dition, et entre celles-ci et les terres voisines

Reste alors le problème des jonctions antérieures. Le profond changement constaté dans les faunes fossiles avec l'avènement du Crétacé enlève à peu près toute valeur aux hypothèses biogéographiques fondées sur les mouvements et les liaisons terrestres antérieures à cette période (1).

Postuler l'existence de nombreuses lignées actuelles dont la répartition a été modelée par ces liaisons, c'est accorder aux

(1) Rappelons ici que, traitant de la flore africaine, l'éminent botaniste Lebrun écrit : «La flore des ères primaire et secondaire n'a que des relations très éloignées avec la flore actuelle; elle ne peut guère servir à résoudre les problèmes de la phytogéographie génétique et historique soulevés par la distribution actuelle des végétaux. Aussi, est-ce à juste titre de l'époque tertiaire que l'on fait dériver la flore contemporaine...». Il rejoint ainsi l'opinion exprimée par le géologue Furon affirmant que la complexité des mouvements géologiques a nécessairement masqué la réalité des faits biogéographiques anciens. Une part très importante de la faune (Insectes, Oiseaux, Chauves-souris frugivores, etc.) étant liée à la flore on voit que, de toute façon, il semble vain de vouloir remonter plus haut que la fin du secondaire dans nos reconstructions biogéographiques.

Source : MNHN, Paris

lignées une fixité peu vraisemblable et à nos moyens d'analyse taxonomique une valeur sans doute excessive. L'ampleur, la fréquence, des phénomènes géologiques à caractère de cataclysme, les multiples modifications des relations existant entre les quelques boucliers à émergence continue depuis le Crétacé suffiraient, par la multiplication des invasions, des changements de compétition, des hybridations aussi, à enlever beaucoup de leur vraisemblance aux reconstructions antérieures au Crétacé et qui s'appuieraient sur les faunes actuelles.

La rapidité de la formation de nouvelles unités taxonomiques nous oblige aussi à admettre que l'existence des lignées est, en général, brève (au sens géologique du terme bien entendu), sous peine d'aboutir à un «encombrement» inconcevable.

Nous ne prétendons pas que les faunes post-crétacées ne dérivent pas des faunes antérieures, selon les normes généralement admises, mais seulement que les transformations qui ont marqué ce seuil, au reste très vague et très long, sont telles que la taxonomie des formes actuelles ne peut nous fournir un fil conducteur sûr pour traverser le Crétacé et affirmer la filiation de groupes génériques actuels jusqu'à quelque ancêtre commun du Jurassique ou du Trias, pour ne pas parler du Primaire.

Le fait enfin que l'hypothèse de Croizat : effritement progressif d'une masse continentale antarctique d'où sont partis les Angiospermes *(inter alia)*, entraîne l'intervention de mécanismes plus complexes que l'hypothèse de l'origine holarctique des rameaux actuellement australs; le fait que cette hypothèse rend mal compte de l'existence presque générale de formes fossiles nordiques des rameaux australs actuels et suppose une origine Sud, une migration Sud-Nord, puis une extinction nordique *précoce* (bien avant les glaciations ne paraissent pas en faveur de la conception de l'auteur (1).

Mais l'opposition brutale et sans nuances des divers auteurs permet de se demander si, chaque auteur ayant observé avec exactitude certains faits et se limitant à ces seuls faits, les constructions contradictoires résultantes ne renferment pas toutes une part de vérité. Si en un mot l'opposition ne tient pas parfois à des généralisations excessives à partir d'observations exactes et de déductions au moins en parties correctes.

(1) Cependant, d'après Cei (*in litt.*), des découvertes paléontologiques récentes en Amérique du Sud viendraient modifier quelque peu ce point de vue.

Source : MNHN, Paris

S'il en est ainsi, et en reprenant les faits de peuplement tels que nous venons de les analyser, nous serions tenté de retenir .

a. Des hypothèses de JEANNEL, le principe d'une unité afro-malgache ancienne, plus spécialement par l'Afrique du Sud Est;

b. Des hypothèses de CROIZAT, uniquement l'existence de lignes de migration préférentielles, d'axes de migration (concepts que REYMOND avait déjà dégagé il y a une vingtaine d'années, mais dont on peut se demander si les exemples qu'il avait retenus n'étaient pas de simples artefacts nés du report sur la carte) Mais, à l'inverse de ce que pense CROIZAT, ces voies de migration s'étendraient Nord-Sud et non Sud-Nord. Le fait que le sens Nord-Sud est celui de *tous* les groupes pour lesquels des fossiles sont connus (*Archæa* Berendt, *Chiasognathini*, *Lemuridæ*, *Cryptoprocta* Bennett, Végétaux) nous permet d'affirmer au moins sa fréquence, sinon sa généralité. Même l'insuffisance des documents paléontologiques, que nous reconnaissons volontiers, ne suffit pas à nous autoriser à rejeter ces exemples, ou à affirmer qu'ils n'ont pas de portée générale. En ce cas, les «portails» de CROIZAT qui auraient ouvert le monde à un peuplement d'origine austral (subantarctique) seraient en réalité les points où seraient venues mourir des dispersions nées dans l'hémisphère nord et, singulièrement, en Europe;

c. L'apport de MILLOT, capital, car il nous apprend qu'après l'isolement posterétacé, entre l'Afrique et Madagascar, cette dernière île est restée isolée et n'a reçu que des apports accidentels filtrant à travers l'océan. Il nous affirme, d'autre part, l'isolement total des Mascareignes, des Comores, des Séchelles et même celui des diverses îles de ces archipels entre elles. Cette position rejoint et précise celle des auteurs américains MATTHEWS et SIMPSON qui n'ont pas hésité à considérer Madagascar comme une île océanique

Nous pouvons alors essayer de reconstituer l'histoire du peuplement de Madagascar par la série d'hypothèses suivantes.

Jusqu'au Crétacé, Madagascar est en continuité avec l'Afrique Sud-orientale (sauf mouvements limités de submersion et d'émersion de certains secteurs du sillon moçambique et reçoit par cette voie une série d'éléments formant le fonds de sa faune.

Parmi ces éléments, le jeu des extinctions sélectives, et peut-être aussi l'adaptation ou la préadaptation à des conditions climatiques déterminées (thermophilie, cryophilie, xérophilie), a modelé des répartitions de type austral, néotropical, oriental, sudamadien ou éthiopien; l'énumération donnée répondant à l'ordre possible d'arrivée de ces éléments qui seraient tous, au moins d'origine, nordiques.

Source : MNHN, Paris

Pendant cette période, Madagascar a pu, comme n'importe quelle autre aire continentale, et en partie grâce à la variété de ses reliefs, jouer le rôle de centre de formation à partir d'éléments d'origine externe, et des formes d'origine malgache ont pu esquisser ou réaliser des mouvements de «retour» à travers l'Afrique.

L'étroite convergence de formes orientales et malgaches (cas des Batraciens) ou néotropicales et malgaches (Phasmes et Mantides) ne suffit pas à rejeter cette hypothèse, contrairement à l'opinion de CROIZAT, si en effet la convergence suppose un potentiel génétique *au moins partiellement* commun, il n'y a rien là d'impossible pour le schéma proposé, qui reconnaît la parenté des formes en cause mais interprète leur répartition en termes d'extinction sélective et non de lignes de migration contournant telle ou telle aire continentale actuelle.

Nous considérons donc que les éléments anciens non africains dans le peuplement de Madagascar ont disparu de la faune africaine, et le rappel de l'exemple des *Erymnochelys* Baur suffit encore une fois à montrer que dans certains cas au moins nous avons la preuve de cette extinction secondaire.

A aucun moment, ni pré- ni post-crétacé, Madagascar n'a été en contact direct avec les Mascareignes et les Séchelles; mais en déduire de là, comme le fait CROIZAT, que l'on postule un rattachement des Mascareignes et des Séchelles à l'Inde (II *a*, p. 48, fig. 125) est une déformation grave. On doit considérer que le domaine micronésien de l'océan Indien occidental reçoit sa faune d'apports accidentels et nous montre la filtration en sens N.E.-S.O. de la faune orientale apte à ces transports; en sens O.-E. de la faune afromalgache ayant les mêmes caractères. On doit s'abstenir de rattacher ces îles à l'une ou l'autre des régions zoogéographiques, ou les considérer comme une zone frontière, de mélange.

On peut en dire autant de l'île Europa entre Madagascar et l'Afrique.

En ce qui concerne les Comores, rien ne permet d'affirmer que l'Archipel ait jamais été uni à l'Afrique ou à Madagascar. Tous les caractères faunistiques, et en particulier les profondes différences entre îles, en font une marche entre Afrique et Madagascar. Mais la direction de la mousson et aussi les lacunes marquées d'une faune née d'apports accidentels ont permis l'installation sur l'archipel d'éléments séchellois, voire orientaux, qui n'ont pu s'installer sur Madagascar. Nous avons là un exemple de ces phénomènes de «feedback» évoqués par EMERSON pour expliquer l'évolution génétique des espèces et des populations; le terme choisi

Source : MNHN, Paris

recouvre l'idée qu'une faune déterminée modèle par ses caractères mêmes les introductions ultérieures (quel qu'en soit le mécanisme) et que ces introductions à leur tour doivent par une sorte d'action remontante modifier l'évolution de la faune préexistante. Toute introduction, par sa réussite même, met un frein aux introductions suivantes. Et l'opposition entre le peuplement de Madagascar et celui des Comores tient sans doute à la profonde différence entre leurs peuplements initiaux qui a agi sur toutes les introductions ultérieures.

Après le Crétacé, nous n'avons aucune preuve géologique de liaisons continentales, quelles qu'elles soient, de Madagascar avec le monde extérieur. Tout au plus le jeu du fond du canal de Moçambique a-t-il pu rendre plus ou moins facile, selon les époques, la traversée, qui ne paraît pas s'être faite sélectivement par les Comores puisque tant de formes afro-malgaches manquent dans l'archipel. Et rien dans le peuplement ne nous oblige à révoquer en doute les données géologiques.

Millot (1952) a insisté sur la nécessité de ces îles intermédiaires, plus ou moins temporaires, pour rendre compte du passage à travers le canal de Moçambique de certains Mammifères. En fait, cette nécessité se limite presque au cas de l'Hippopotame de Lemerle, ce qui établit, semble-t-il, l'ampleur très limitée des formations aériennes temporaires entre Madagascar et l'Afrique.

Il nous faut donc admettre :

a. Que toutes les espèces pour lesquelles un transport accidentel serait exclu — il semble que les plantes, plus que les animaux, présentent des espèces intransportables (Perrier de la Bathie, Humbert) — dérivent d'ancêtres en place à Madagascar avant le Crétacé. Des exemples précis nous montrent que, même à partir d'une souche commune survivant des deux côtés d'une barrière géographique, il peut apparaître, de l'un des côtés seulement, des formes spécialisées qui en dérivent. Ainsi parmi les Diptères, les *Acroceridæ* présentent un genre, *Thyllis* Er., connu d'Afrique du Sud et de Madagascar, dont dérive, à Madagascar, le genre endémique *Dimacrocolus* Schlinger;

b. Que toute une série d'espèces ont pu gagner Madagascar, par hasard, d'Afrique ou d'Asie (au besoin par le relais mascareigne), ou même d'Europe (pour les micro-hyménoptères). En ce qui concerne les formes d'origine africaine elles doivent participer des faunes qui se sont succédées en Afrique-Orientale, mais ont toutes été contraintes de s'adapter à un milieu exclusivement sylvatique à leur arrivée dans l'Ile, sauf au cours des derniers cinq ou six siècles,

Source : MNHN, Paris

ce qui a limité certainement de façon très sévère les indigénations. Cependant, il nous faut rappeler que nous avons montré (1945-1947) que la faune de la voûte de la pluvisilva de Côte-d'Ivoire abritait des espèces de savane. Rien n'interdit de penser que les immigrants provenant de la savane est-africaine aient pu — au moins à un premier stade — exploiter la voûte de la forêt caducifoliée de l'Ouest malgache.

De nombreux auteurs et tout spécialement CROIZAT ont tenté de ridiculiser ceux qui admettaient l'importance des transports accidentels. Rappelons que l'île Tromelin, tête corallienne et sableuse minuscule, héberge un Aradide endémique, Hémiptère vivant normalement sous les écorces et qui n'a pu parvenir à Tromelin que dans un bois flotté ou par un naufrage, puis donner naissance à une forme endémique. Rappelons aussi que les embarcations indigènes telles les boutres, transportent terre, pierres, bois, fruits, viande, poisson, etc., permettant à de nombreux insectes un développement normal et offrant aux Lézards une réserve de vivres frais. Rappelons encore que des billes de bois tropicaux descendues *par eau* jusqu'au port d'embarquement, puis transportées jusqu'en Europe, abritent, *plusieurs mois après*, une riche faune d'espèces corticoles qui n'ont cessé de s'y reproduire pendant tout le voyage : des observations personnelles inédites faites à Paris en 1936-1939 sur les bois africains et sud-américains l'ont très clairement établi. Ce dernier mode de transport, assurant l'arrivée simultanée de plusieurs individus de chaque espèce, répond à l'une des objections formulées contre les apports accidentels. Et il n'est pas indifférent de souligner que dans la faune séchelloise, comorienne ou malgache, les éléments orientaux sont particulièrement abondants parmi les xylophages, comme nous l'avons indiqué plus haut.

Dans l'étude qui précède nous avons été amené à modifier à des degrés divers nos connaissances sur la faune de la région malgache et ses origines.

Mais nous pensons que ce travail apporte plus que des faits nouveaux ou des changements formels.

Nous avons souhaité montrer qu'une étude biogéographique ne saurait être seulement une analyse statistique de documents et de listes faunistiques, ni une interprétation, si large ou si précise soit-elle, d'une étude des relations phylétiques d'un groupe zoologique. Elle ne doit à aucun moment perdre de vue que chaque faune est un tout, que ses éléments sont liés entre eux, et au milieu qui les supporte, aujourd'hui et dans le passé, en somme que toute biogéographie se doit d'être écologique, pour reprendre la pensée de HESSE et de DAHL.

Source : MNHN, Paris

Enfin que la biogéographie est une science dynamique et non statique, synthétique, mais utilisant de très précises analyses.

Pour une telle étude, qui doit nécessairement descendre dans les détails de la répartition, Madagascar constitue une terre de promission, non pas tellement, comme le pensait COMMERSON, par la richesse et les particularités de sa faune, ou de sa flore, que par ses caractères très tranchés et par ses dimensions, limitées certes, mais suffisantes pour supporter des milieux extrêmement variés

Et nous n'avons eu d'autre désir en présentant cette fresque provisoire que de susciter de nouvelles recherches dans les champs où nous n'avons fait que de glaner.

Le chemin qu'ont tracé, en France, les grands noms de la biogéographie, TROUESSART, JOLIAUD, GERMAIN, JEANNEL, DE PEYERIMHOFF, MILLOT, les étapes que représentent leurs contributions à la biogéographie mondiale, constituent une voie sûre, et, malgré les apparences, continue. Cette voie s'ouvre largement sur la biogéographie de demain, qui parviendra sans doute à voir tout à la fois l'arbre et la forêt, sans prendre l'un pour l'autre.

Mais les succès dans cette discipline supposent aussi la poursuite des recherches sur place dans des organisations solides, et l'encadrement précis des travaux des chercheurs qui ne font que passer. La permanence de l'effort est le plus sûr garant des progrès en matière de biogéographie. Celle-ci ne peut plus, à l'échelle mondiale, être l'objet de recherches poursuivies dans les laboratoires holarctiques, sur des collections et des catalogues, ou à l'occasion de quelques brèves tournées de régions mal connues. Elle se fera de plus en plus dans les pays mêmes auxquels elle s'intéresse. Elle constitue l'un de ces domaines dont nous disions (1960) que son exploitation sous les tropiques était de nature à bouleverser notre philosophie scientifique et, par là, la marche même de la science.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

I

Nous avons utilisé constamment les ouvrages et périodiques généraux ci-dessous; les citations particulières relatives à des articles de cet ensemble ne sont en règle générale pas reprises dans le texte et ne figurent pas dans la bibliographie détaillée.

Par ailleurs, nous avons reporté dans le texte un certain nombre de références correspondant à des travaux qui n'ont été utilisés qu'en un seul passage du travail.

Bulletin de l'Académie Malgache, depuis 1902.

Coleopterorum Catalogus, edit. SCHENKLING-JUNK, volumes 1 (1910) à 170 (1940) et suppléments.

Faune de Madagascar, Tananarive, edit. R. PAULIAN, volumes I (1950) à XII (1960).

General Catalogue of the Hemiptera, par HORVATH, PARSHLEY, CHINA et METCALF, I (1927) à XV (1958).

GRANDIDIER A. et G. — Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar, vols. VI, IX, X, XII à XVIII, XX à XXIII. Paris, 1875 à 1901.

GRANDIDIER G. — Bibliographie de Madagascar, I *a*, I *b*, II, III, Paris, 1905-1957.

Mauritius Institute Bulletin, depuis 1936.

Mémoires de l'Académie Malgache, depuis 1926.

Memoires de l'Institut scientifique de Madagascar, série A depuis 1948; série B depuis 1948; série D depuis 1949; série E depuis 1952; série F depuis 1957.

Naturaliste malgache, depuis 1949.

Percy Sladen Trust Expedition, I à VIII. (*Trans. linn. Soc. London, Zoology*, XII-XIX, 1907-1936).

Proceedings Royal Society Arts Sciences Mauritius, depuis 1950.

SEITZ, A. — Die Gross-Schmetterlinge der Erde. A. Kernen, Stuttgart. Die Eulenartige Nachfalter, 1913. — Die afrikanischen Tagfalter, 1925. — Die Spannerartigen Nachfalter, 1929. — Die afrikanischen Spinner und Schwärmer, 1930.

VOELTZKOW, A. — Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen in Madagascar und Ost-Africa in d. Jahren 1889-1895. Frankfurt. 3 vols. (extr. de *Abhandl. Mus. von Senckenberg, naturf. Gesellsch.*, vols. 21, 26, 27).

VOELTZKOW, A. — Berichte uber eine Reise nach Ost Africa zur Untersuchung der Bildung und des Aufbaues der Riffe und Inseln des westlichen indischen Ozeans. — Berlin, 1903-1906.

Source : MNHN, Paris

Zoological Record, depuis 1864.

II

ARNOLD, G. — The Sphecidæ of Madagascar. — Cambridge Univ. Press, 1944, 193 p., figs.

ARTHUR, R. — Redescription of Ixodes lunatus Neumann 1907 and a new species confused therewith from Madagascar. — *Journ. parasit.*, 43, 1957, p. 474-483, 37 figs.

BAGNALL, R.S. — Descriptions of some new Thysanoptera from Tropical Africa and Madagascar. — *Rev. fr. Ent.*, III, 1936, p. 219-230.

BEIER, M. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Orthopteroidea, 1957, p. 304-455 (et bibliogr.).

BENSON, C.W. — The birds of the Comoro islands. — *Ibis*, 103 *b*, p. 5-106, figs.

BENSON, C.W., STUART IRWIN, M.P., WHITE, C.M. — Some aspects of speciation in the birds of Rhodesia and Nyasaland. — *Proc. Ist. Pan-afr. Ornith. Congress*, suppl. 3, *Ostrich*, 1959, p. 397-415.

BEQUAERT, J. — A revision of the Vespidæ of the belgian Congo. — *Bull Amer. Mus. nat. Hist. New York*, 39, 1918, p. 1-384, 6 pls.

BERLIOZ, J. — Oiseaux de la Reunion. Faune de l'Empire français, IV. — Paris, 1946, 81 p., figs.

BERNARDI, G. — Note sur la variation géographique de deux subespèces (Lep. Pieridæ). — *Bull. Soc. ent. France*, 64, 1959, p. 30-36, figs.

BIROT, P. — Cours de Biogéographie. — Paris, CDU, 171 p., 10 figs. 1960.

BOITEAU, P. — Contribution a l'étude du rôle de la lumière dans l'écologie végétale à Madagascar. — *Mem. Acad. malg.*, XXXIV, p. 1-72, pls.

BOUGHEY, A.S. — The origin of the african flora. — Oxford Univ. Press, 1957.

BOURCART, J. — Géographie du fond des mers. — Paris, Payot, 1949, 307 p., pls., figs.

BOURDIER, F. — Origines et succès d'une theorie géologique illusoire : l'eustatisme appliqué aux terrasses fluviales. — *Rev. Géom. Dynam.*, X, 1952, p. 16-29.

BRADLEY, J.D. — Présence de la famille des Arthenophanidæ à Madagascar avec descriptions de deux nouvelles espèces. — *Rev. franc. Ent.*, XXIII, 1956, p. 132-135, 4 figs.

CAPRON, A. et BRYGOO, E.-R. — Sparganose expérimentale de *Lemur fulvus* Geoffr. — *Arch. Inst. Pasteur Tananarive*, XXVIII, 1960, p. 189-195.

CARAYON, J. — Introduction à l'etude des Antocoridæ omphalophores (Hemiptera Heteroptera). — *Ann. Soc. ent. France*, 126, 1957, p. 159-197, 26 figs.

CAUCHE F. — Relations véritables et curieuses de l'isle de Madagascar. Paris, 1651, 193 p.

CHABAUD, A.G., ANDERSON, R.C., BRYGOO E.R. — Sept filaires d'Oiseaux malgaches. — *Ann. Parasit. hum. comp.*, XXXIV, 1959, p. 88-109, figs.

CHAPPUIS, P.A. — Le genre Parastenocaris Kessler. — *Vie et Milieu*, 1957, VIII, p. 423-432.

CHESTER BRADLEY, J. — The Scoliidæ of Africa. — *Ann. Transv. Mus.*, XXIII, 1959, p. 331-362.

Source : MNHN, Paris

CLARKE, C.A. and SHEPPARD, P.M. - The breeding of Papilio dardanus Brown in England. Technique and some results. *The Entomologist*, 92, 1959, p. 89-95, 2 pls.

CLENCH, H.K. — On the unusual structure and affinities of the Madagascar genus Pseudocossus. *Rev. franc. Ent.*, XXVI, 1959, p. 44-50, fig.

COIFFAIT, H. — Les Coléoptères du Sol. - *Vie et Milieu*, suppl. 7, s. d., 204 p., figs.

CONDÉ, B. — Matériaux pour une monographie des Diploures Campodeidés. *Mem. Mus. Paris* (n. s.), A, Zoologie, XII, 1955, p. 1-202, figs.

CONDÉ, B. — Campodéides de l'île Maurice. — *Mauritius Inst. Bull.*, V, 1958, p. 103-107.

CROIZAT, L. — Manual of phytogeography. — The Hague, 1952, 587 p., 106 figs.

CROIZAT, L. - Panbiogeography. - Caracas, 1957.

CROWSON, R.A. — The natural classification of the families of Coleoptera. London, Nathaniel Lloyd et Co., 1955, 187 p., figs.

DAHL, F. — Œkologische Tiergeographie. — Jena, 1921-1923, 113 et 119 p., figs.

DARLINGTON, J. - Zoogeography. — New York, 1957, 675 p., figs.

DECARY, R. — La faune malgache. — Paris, Payot, 1950, 236 p., 22 figs.

DELACOUR, J. — Les Oiseaux de la mission zoologique franco-anglo-américaine à Madagascar. — *L'Oiseau*, II, 1932, p. 1-96, pls.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl. — Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. *Arch. Zool. exp. gén.*, 85, 1948, p. 251-425, 284 figs.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl. et PAULIAN, R. — Faune des nids et des terriers en Basse Côte-d'Ivoire. — Paris, Lechevalier, 116 p., 139 figs. 1952.

DESCARPENTRIES, A. — Sponsor nouveaux de Madagascar et des îles Mascareignes (Col. Buprestidæ). - *Bull. Soc. ent. France*, 62, 1957, p. 199-208, figs.

DRAKE, C.J. et DAVIS, N.T. — The morphology, phylogeny and higher classification of the family Tingidæ. — *Entom. Americana*, XXXIX, 1960, p. 1-100, figs.

ELLERMAN, J.R. — The families and genera of living Rodents. III, 1. — London, British Museum, 1949 (et bibliographie).

ELTON, C.S. — The ecology of invasions by animals and plants. — J. Wiley and Sons, N.Y., 1958.

EMERSON, A.E. - Geographical origins and dispersions of Termite genera. *Fieldiana, Zoology*, 37, 1955, p. 465-521.

ERHART, H. — L'influence de l'origine géologique et des facteurs extérieurs sur la formation et la valeur culturale des terres latéritiques de Madagascar. — Paris, Larose, 1926.

FERRIÈRE, Ch. - - Podagrionidæ d'Afrique. *Bull. Soc. r. Ent. Belgique*, 94, 1958, p. 277-279.

FLACOURT (de). — Histoire de la Grande Isle de Madagascar. — Paris, 1658, 384 + 41 p., pls.

FLEUTIAUX, E. — Revision des Eucnémides africains. - *Abeille*, XXXIV, 1945, p. 149-274.

Source : MNHN, Paris

FRANZ, H. — Sur l'importance de l'équilibre des biocénoses terricoles pour la fertilité des Sols. — *Ve Congrès Intern. Sc. Sol, Léopoldville*, I, commission III, 23, 1954.

FREUDE, H. — Die Monommiden der Welt. III. Die Monommiden Madagascars und der umliegenden Inseln. — *Entom. Arb. Mus. G. Frey*, VIII, 1957, p. 279-331. — *Ibid.*, p. 560-608, 6 pls.

FREY, G. — Über die Gattung Hexodon Ol. (Col. Dynastidæ). — *Entom. Arb. Museum G. Frey*, VIII, 1957, p. 679-682, fig.

FURON, R. — Causes de la répartition des êtres vivants. — Masson, Paris, 1958, 167 p., figs.

GIGOUT, M. — Réflexions sur les bases du Quaternaire marin. — *Bull. Soc. Géol. France* (6), VIII, 1958, p. 349-362.

GOOD, R. — The biogeography of Australia. — *Nature, London*, 1958, p. 1763-1765.

GRANDIDIER, G. et PETIT, G. — Zoologie de Madagascar. — Paris, 1932, 258 p., 48 pls., figs.

GRÉTILLAT, S. — Hæmatopinus palpebræ n. sp. (Siphunculata) parasite du Zébu à Madagascar. — *Ann. parasitol.*, XXXI, 1957, p. 167-172, 2 figs.

GRÉTILLAT, S., CAPRON, A. et BRYGOO, E.-R. — Acariens Rhynonyssidæ de Madagascar. — *Acaroloqia*, I, 1959, p. 375-384.

GRIVEAUD, P. — Sur quelques Sphingides nouveaux ou peu connus de la région malgache. — *Bull. Soc. Ent. France*, 1960, p. 40-47, figs.

GÜNTHER, K. — Revision der Acrydiinæ. — *Abhandl. Mus. Tierk. Völkerk. Dresden*, 20, 1939, A (N.F.), 1, p. 16-335, 250 figs.

GÜNTHER, K. — Die Tetrigiden von Madagascar... — *Abhandl. ber. Staats. Mus. Tierkunde Dresden*, 24, 1958, p. 3-56, figs.

HAAI, E. — Revision der æthiopischen und madagassischen Arten der Gattung Brachycerus Ol. (Col. Curc.). — *Entom. Arb. Mus. G. Frey*, VIII, 1957, p. 1-274, 43 figs.

HACHISUKA, M. — The Dodo and kindred birds, or the extinct birds of the mascarene islands. — London, Witherby, 1953, XVI + 250 p., figs, 22 pls.

HARTLAUB. — Ornithologischer Beitrag zur Fauna Madagascars. — Brême, 1861.

HENNIG, W. — Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — *Beitr. z. Entom.*, X, 1960, p. 212-329.

HILLENIUS, D. — The differentiation within the genus *Chamæleo* Laurenti 1768. — *Acad. Proefschr. Wageningen*, 1959.

HINKS, W.D. — New species of the genus *Diplatys* Serville (Dermaptera Pygidicranidæ). — *Proc. R. Ent. Soc. London* (B), 26, 1957, p. 149-154, 6 figs.

HOFFSTETTER, R. — Sur la classification des Boidés de Madagascar et des Mascareignes. — *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 1960, p. 131-138.

HUMBERT, H. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. — *Année biologique*, 31, 1955, p. 195-204, 1 carte.

JEANNEL, R. — La genèse des faunes terrestres. — Paris, P.U.F., 1942, 513 p., 8 pls., figs.

JEANNEL, R. — Coléoptères Carabiques de la région malgache. I-III. 1946-1949, 1.146 p., 548 figs. — Paris, Larose, éd.

JEANNEL, R. — Revision des Bembidiides endogées d'Afrique et de Madagascar. — *Ann. Mus. R. Congo-Belge, Zool.*, 52, 1956, p. 1-68, 91 figs.

En outre nombreux travaux de l'auteur dans la *Revue française d'Entomologie* et les *Mémoires du Muséum*.

Source : MNHN, Paris

KIRIAKOFF, Serge G. — La taxinomie, la biogéographie et la loi de Vavilof. — *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 87, 1957, p. 187-209.

KIRIAKOFF, Serge G. — Sur quelques *Notodontidæ* malgaches. II (Lepidoptera). — *Rev. fr. Ent.*, XXVII, 1960, p. 173-199, figs.

KOCH, C. — Tenebrionidæ of Angola. — *Subsidios para o estudo da biologia no Lunda.* — Lisbonne, 1958.

LEBIS, E. — Un nouvel *Arachnodes* de Madagascar (Col. *Scarabæidæ*). — *Bull. Soc. ent. France*, 1960, p. 67-68, fig.

LESTON, D. — Spread potential and the colonisation of islands. — *Systematic Zoology*, 1957.

LETOUZEY, R. — La forêt à *Lophira alata* Banks du littoral camerounais. — *Bull. Inst. Et. Centrafr.*, 19-20, 1960, p. 219-240.

LEWYNS, M.R. — The phytogeography of members of the Proteaceæ in Africa. — *Journ. S. Afr. Bot.*, XXIV, 1958.

LUNDBLAD, O. — Madagassische Susswassermilben. — *Ark. Zool.*, 38 A, 1947, 14, p. 1-40, figs.

MARION, H. — Pyrales nouvelles de Madagascar. Les Cataclysta. — *Bull. Soc. ent. France*, 61, 1956, p. 120-125, fig.

MATTHEY, R. — Cytologie comparée et taxonomie des Chamæleontidæ. — *Revue Suisse Zool.*, 64, 1957, p. 709-732.

MATTHEY, R. et van BRINCK, J.M. — Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons. — *Revue Suisse Zool.*, 63, 1956, p. 241-246.

MATTHEY, R. et van BRINCK, J.M. — Nouvelle contribution à la cytologie comparée des *Chamæleontidæ* (Reptilia lacertilia). — *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.*, 67, 1960, p. 333-348.

MAYR, E. — Systematics and the origin of species. — New York, 1942, 334 p., figs.

MAYR, E. — Ecological factors in speciation. — *Evolution*, I, 1947, p. 263-288.

MAYR, E. — Comments on evolutionary litterature. — *Evolution*, VII, 1953, p. 273-281.

MAYR, E., edtr. — The species problem. — *Amer. Ass. Advanc. Science*, 50, 1957, p. 395.

MILLOT, J. — Les Pholcides de Madagascar. — *Mém. Mus. Paris*, XXII, 1946, p. 127-158, figs.

MILLOT, J. — La faune malgache et le mythe gondwanien. — *Mém. Inst. scient. Madag.*, A, VII, p. 1-36, pls., figs.

MILLOT, J. — Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la biogéographie classique. — *Ann. Sc. nat., Zool.*, 1953, p. 185-219 (et bibliographie détaillée).

MISONNE, X. — Analyse zoogéographique des Mammifères de l'Iran. — *Mém. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, (2) 59, 1960.

MONOD, Th. — Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. — *Publication n° 24, CSA/CCTA*, 1957.

MOREAU, R.E. — Africa since the Mesozoic, with particular reference to certain biological problems. — *Proc. Zool. Soc. London*, 121, 4, 1952, p. 869-913.

MOREAU, R.E. — The Ploceine weavers of the Indian Ocean islands. — *Journ. f. Ornithol*, 101, 1960, p. 29-49, figs.

OLDROYD, H. — The horse-flies of the ethiopian region. I-III. — Londres, British Museum, 1952-1957, 226, 341, 489 p., pls. figs.

Source : MNHN, Paris

PANTIN, C.F.A., éditeur. — A discussion on the biology of the southern cold temperate zone. — *Proc. Royal Society London B*, 152, 1960, p. 431-677, fig.

PAULIAN, R. — La voûte de la forêt tropicale, milieu biologique. — *Revue Scientif.*, LXXXIII, 1946, p. 281-286, fig.

PAULIAN, R. — Observations écologiques en forêt de Basse Côte-d'Ivoire. — Paris, Lechevalier, 1947, 147 p., figs., pls.

PAULIAN, R. — Observations sur les Coléoptères commensaux d'*Anomma nigricans* en Côte-d'Ivoire. — *Ann. Sci. nat. Zool.* (11), X, 1948, p. 79-102, 21 figs.

PAULIAN, R. — Notion, limites et importance des niches écologiques. — *Rev. franç. Ent.*, XV, 1948, p. 161-165.

PAULIAN, R. — Observations sur la faune entomologique des nids de Ploceinæ. — *IX° Congrès Internat. Entomol.*, 1950, p. 454-456.

PAULIAN, R. — Le peuplement entomologique de Madagascar. — *X° Congrès Intern. Entomol. Montréal*, I, 1956 (1958), p. 789-794.

PAULIAN, R. — Les éléments australs dans le peuplement entomologique de Madagascar. — *C.R. 3° Congrès P.I.O.S.A.*, 1957, B, p. 51-56.

PAULIAN, R. — Bibliographie zoologique de Madagascar, 1956-1957; 1958; 1959 (publ. ronéot. IRSM).

PAULIAN, R. — La Science au Service de l'Homme sous les Tropiques. — *Impact*, 1960, sous presse.

PAULIAN, R. et DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. — Sur quelques insectes guanobies de la Côte-d'Ivoire. — *Notes biospéol.*, II, 1948, p. 63-68, 4 figs.

PAULIAN, R. et GÈZE, B. — Les étages de végétation sur les massifs volcaniques du Cameroun occidental. — *C.R. Soc. Biogéogr.*, XVII, 1940, p. 57-60, 2 figs.

PAULIAN, R. et VILLIERS, A. — Observations écologiques et biogéographiques sur la haute montagne marocaine. — *Ann. Soc. ent. France*, CIX, 1940, p. 89-108, 4 pls., 5 cartes.

PÉGUY, Ch. P. — Une tentative de délimitation et de schématisation des climats intertropicaux. — *Rev. de Géogr. de Lyon*, XXXVI, 1961, p. 1-6, 2 figs.

PERRIER DE LA BATHIE, H. — Biogeographie des Plantes de Madagascar. — Paris, 1936, 156 p., 40 pls.

PETIT, G. — Contribution à l'étude de la faune de Madagascar, première partie. — Faune des Colonies françaises, III, 1929, fasc. 1.

PETIT, G. — Le lac Manampetsotsa. — *Ann. Sc. nat., Zool.*, XXVIII, 1935, p. 422-481.

PETTER, F. — Un nouveau Rongeur de Madagascar (*Nesomyinæ*) *Macrotarsomys ingens* n. sp. — *Mammalia*, 23, 1959, p. 139-172, figs.

POLLEN, F.P.L. et SCHLEGEL, H. — Madagascar. Mammifères et Oiseaux. — Leyde, J.K. Steenhoff, 1868, 186 p., 40 pls.

PRICE, J.L. — Cryptic speciation in the *vernalis* group of *Cyclopidæ*. — *Canad. J. Zool.*, 36, 1958, p. 285-303.

RAND, A.L. — The distribution and habits of Madagascar Birds. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXII, 1936, p. 143-499, figs.

RÉMY, P.A. — Palpigrades de l'île Maurice. — *Mauritius Inst. Bull.*, V, 1958, p. 94-103.

RÉMY, P.A. — Description d'un *Pauropus* pigmenté de Madagascar. — *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 1960, p. 167-171.

Source : MNHN, Paris

RENSCH, B. — Evolution above the species level. Methuen and Co, 1959, 419 p., 113 figs

ROSS, H.H. — Evolution and classification of the mountain Caddisflies. — Illinois Univ. Press, 1956, 211 p., 45 figs

RUTER, G. — Contribution à l'étude des Cétonides malgaches. *Bull. Soc. ent. France*, 62, 1957, p. 30-33, 2 figs

RUTER, G. — Description d'un Cetonide nouveau de Madagascar. *Bull. Soc. ent. France*, 62, 1957, p. 188-192, figs.

SAINT-OURS, J. de. — Les phénomènes karstiques à Madagascar. — *Ann. de Spéléologie*, XIV, 1959, p. 275-291, figs.

SCHILDER, M. — Zahl und Verbreitung der Kafer. *Wiss. Zeits. Martin Luther Univ. Halle Wittemberg*, III, 1954, p. 781-800.

SCHOUTEDEN, H. — Tingides de Madagascar. — *Rev. Zool. Bot. afr.*, LV, 1957, p. 82-89.

SÉGUY, E. — Un remarquable Calliphoride parasite des Termites de Madagascar. — *Bull. IFAN.*, XVII, 1956, p. 166-167.

SÉGUY, E. — Un nouveau *Leptomydas* de Madagascar (Insecta Diptera Mydaidæ). — *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 1960, p. 154-156, fig.

SPENCER, A.K. — A Synopsis of the Ethiopian Agromyzidæ. *Trans. R. ent. Soc. London*, III, 1959, p. 237-329, 81 figs.

SPERBER, C. — Uber einige Naididæ v. Europa, Asien und Madagascar. *Ark. Zool.* (2) XII, 1958, p. 45-53.

STRAKA, A. — Uber Moore und Torf auf Madagascar und den Maskarenen. — *Erdkunde*, XIV, 1960, p. 81-98, 11 figs.

STRANDTMANN, R.W. et CAMIN, J.H. — Aetholælaps sylstrai, a new genus and new species of Mite from a Madagascar Lemur (Acarina : Lælaptidæ). *Bull. Chicago Acad. Science*, X, 1956, p. 151-161, 4 figs.

STRESEMANN, E. — Wie hat die Dronte (Raphus cuculiatus L.) ausgesehen. — *Journal Ornithol.*, 99, 1958, p. 441-459, figs., 1 pl. col.

STUCKENBERG, B.R. — Notes on the composition of the Dipterous Fauna of Madagascar. — *C.R. XIe Congrès Internat. Entom. Vienne* (sous presse).

SYNAVE, H. — Une famille nouvelle pour la faune des îles de la Réunion et Maurice, les *Kinnaridæ* (Homoptera Fulgoroidea). — *Bull. Ann. Soc. r. ent. Belg.*, 94, 1958, p. 118-121, figs.

THEODOR, O. — The Nycteribiidæ of the Ethiopian region and Madagascar. — *Parasitology*, 47, 1957, p. 456-543, cartes, figs.

THORPE, W.A. — The evolutionary significance of habitat section. — *Journ. Anim. Ecol.*, XIV, 1945, p. 67-70.

TIPTON, V.J. — Zygolælaps madagascariensis, a new genus of mites of Madagascar. — *Journ. Parasit.*, 43, 1957, p. 367-370.

TONÚ, H. — A consideration of the distribution of some troglobionts of Japanese caves. I. *Japanese Journ. Zool.* XII, 1960, p. 555-584.

USINGER, R.L. et MATSUDA, R. — Classification of the Aradidæ (Hemiptera Heteroptera). British Museum, London, 1959, 410 p., 162 figs.

VACHON, M. — Sur la presence à Madagascar d'un représentant de la famille des *Farlidæ* Ellingsen (Pseudoscorpions). — *Bull. Mus. nat. Paris*, 1960, p. 165-166.

VAILLANT, F. — L'occupation des places vides et l'habitat madicole. — *Bull. Stat. aquic. et pêche Castiglione, n.s.*, 9, 1957, p. 225-259.

VANDEL, A. — Les Trichoniscides de l'Hémisphère austral. — *Mém. Mus. Paris*, n.s. A. *Zoologie*, VI, 1952, p. 1-116.

Source : MNHN, Paris

VIETTE, P. - Pyrales de Madagascar nouvelles ou peu connues (Lépidoptères). — *Rev. fr. Ent.*, XXVII, 1960, p. 200-214, figs
VINSON, J. Catalogue of the Coleoptera of Mauritius and Rodriguez. *Mauritius Inst. Bull.*, IV, 1956, p. 1-73; IV, 1958, p. 75-130.
WALTER, H. - Grundlagen der Pflanzenverbreitung II. Arealkunde Stuttgart, 1954, 245 p., figs.
WHEELER, W.M. — Ants of the American Museum Congo Expedition. Appendice. - *Bull. Amer. Mus. nat. Hist* XLV, 1922, p. 1005-1056.
WIEHE, P.O. The vegetation of Rodriguez island. - *Mauritius Institute Bull.*, II, 1949, p 279 305
ZEUNER, F.E. The Pleistocene Period. Hutchinson, London, 1959, 447 p., figs.

Source : MNHN, Paris

INDEX DES NOMS SCIENTIFIQUES CITES (1)

A

Abisara, 291
Ablabera, 155
Ablepharus, 279
— *ater*, 278
— *bitæniatus*, 280
— *boutonii*, 279
— *caudatus*, 280
cognatus, 280
degrijsi, 280
gloriosus, 280
— *mobelicus*, 280
vœltzkowi, 280
Abulia, 175
Acacia, 415
Acanaloniidæ, 220
Acanthaclisis maritimus, 386
Acanthoceridæ, 107, 295
Acanthocnemus, 166
Acanthonitiphila scotti, 385
Acarien, 82, 97, 107, 111, 113, 130
Achatina, 229, 301, 305
Acherontia atropos, 393
Achrioptera, 139
— *fallax*, 140
Achyranthes, 384
— *aspera*, 115
Acidoteles renaudianus, 105
Acoloba lanceolata, 91
Acontias, 232
Acostemma, 217
Acræa, 290, 407
— *damii*, 393
— *esebria masaris*, 393
neobule, 393
— *ranavalona*, 393
— *terpsichore*, 393
Acræidæ, 194, 291, 373, 393
Acrididæ, 143
Acridocarpus excelsus, 39
Acridoidæ, 143
Acridotheres tristis, 298, 301
Acritus, 106
Acroberotha, 188
Acrobiantes, 130
Acrocercops, 115
— *cathedræa*, 115
— *hemistacta*, 115
— *hormista*, 115
— *loxias*, 115
— *theæformisella*, 115
tricyma, 115
Acroceridæ, 197, 260, 267, 432
Acrotrichis, 149
Acrosternum frölowi 385
Actænodes, 158
Actitis, 413
Adapidæ, 379
Adelini, 173, 268
Aderidæ, 177
Adesmiini, 364
Adoceta, 286
Adoretini, 154
Adoretus, 154
Adorodocia, 154
Aedes albopictus, 406
europæ, 386
simpsoni, 406
Aegeriidæ, 191
Aegophagamyia, 273
austeni, 273
— *flava*, 273
— *inornata*, 256, 273
— *pungens*, 273
— *remota*, 273
Aelurictis intermedia minor, 242
Aenictopechinæ, 224
Aeolopus, 386
— *fasciatipes*, 384
— *laticosta*, 385

1) Afin d'alléger le plus possible cet index, lorsqu'un nom scientifique est employé, dans le texte, tantôt sous sa forme française, tantôt sous sa forme latine, les références paginales sont réunies au nom latin, qui figure seul.

Source : MNHN, Paris

Aepyornis, 356
Aepyornithidés, 239, 303
Aeschnosoma, 135
Aetheria, 229
Aethiomerus, 142
Aetholælaps, 113
Agalliana, 217
Agaonidæ, 207
Agapornyssinæ, 111
Agaristidæ, 192
Agaves, 414
Agnara madagascariensis, 387
Agonorites 312, 317, 330
Agrilus, 157
Agrypnus fuscipes, 160
Akermania, 126
Alcestoma, 175
Alcides, 185
Alcyonaires, 107
Alectrœnus, 253
sganzini minor, 390
Aléocharien, 109
Aleurodes, 79, 220
Aleurodidea, 220
Alindria, 163
Allaga, 274
Allecula, 174
Alleculidæ, 174, 294
Allokrendowskia, 131
Allopauropus, 127
Allonisous pigmentatus, 387
Alluaudia, 114, 414
— *dumosa*, 38
procera, 38
Alœ, 36, 37, 38, 90, 91
— *chabaudi*, 369, 370
divaricata, 38
Aloena, 291
Alona, 125
Amatidæ, 192, 373, 374
Amaurina, 289
Amauris, 195, 289, 320
— *nossima*, 195
— *phædon*, 195
Amaurornis, 265
Amberana, 216
Amblyomma, 131
Amblypyges, 80, 97, 129
Amblyrhynchus, 232
Amelococcus alluaudi, 114, 222
Amerismus, 184
Ampelita, 229
Amphimallon majalis, 356
Amphinotus, 376
Amphipodes, 85, 104, 126
Anaballus, 185, 267
Anacamptomyia cf. *africana*, 111, 112
Anadiaptomus, 96
Anagenesia, 134
Anajapyx, 132
Analgesidæ, 111, 131
Anapaussus, 108
Anaphoidea nitens, 297
Anaspis, 175
Anatemnus, 128
Anatide, 257
Ancarista, 192
Anchomenini, 105, 320, 363
Anchon proximus, 217
— *relatum*, 217
Anchenomus longiforceps, 144
Aneurrhinus, 183
Angara lenta, 387
Angræcum sesquipedale, 36
Anillini, 100, 102, 322, 351
Anisogaster, 179
Anisoptères, 134
Ankaratrix, 266
Ankaratrotrox, 153
— *centralis*, 107
Annélides, 104, 107
Anobiidæ, 162
Anodontohyla, 231
Anomma, 151, 364, 369
Anomalothrombidium madagascariense, 97
Anopheles, 363, 364, 407
— *flavicosta*, 407
— *pretoriensis*, 407
Anoplotermes, 307
Anoploures, 111, 113, 361
Anopsilana poissoni, 96
Anostracés, 125
Anoures, 231
Anouridæ, 227
Antakaspidini, 114, 337
Antalaha brevicollis, 109
Antanartia, 290
Antandroya, 222
— *euphorbiæ*, 114
tulearensis, 114
Antennopsis, 138
Antherina suraka, 328
Anthicidæ, 106, 177
Anthobosca, 210

Source : MNHN, Paris

Anthocoridæ, 110, 225
Anthribidæ, 183, 294, 389, 399, 410, 415
Anthropoïdes, 243
Anthurides, 104
Antongilia, 105, 139, 344
Antongilum, 150
Apanteles, 112
flavipes, 297
sesamiæ, 297
Apanteloctonus, 112
Apatenia, 184
Apaturopsis, 290
Aphanapteryx broecki, 353
Aphaniptères, 113, 200
Aphanisticus, 157, 158
Aphides, 114, 116, 221
Aphidoidea, 221
Aphiloscia annulicornis, 387
Aphloia, 199
theæformis, 39, 115
Aphnæinæ, 194
Aphnæus, 292
Aphodiinæ, 117, 118, 153
Aphodiini, 308
Aphrodinæ, 217
Aphycus prævidens, 112
Aphysoneura, 289
Apion, 185
Apocrites, 202
Apocynaceæ, 221
Apodes, 231, 284, 307
Apodiger, 109
Apoidea, 214
Aponomma, 131
Appias, 289
Apus, 125
Aradidæ, 227
Aradoidea, 227
Aradus, 228
flaviventris, 227
Arachnides, 97, 374, 384, 399
Arachnodes, 377
Aræcerus, 183
Aræopsylla martialis, 200
Araliaceæ, 199
Araneidæ, 97, 110, 129
Aranéomorphes, 129
Archæa, 97, 129, 266, 271
Archæidæ, 129
Arctiidæ, 85, 192, 312
Arctiopaïs, 192
Ardeidæ, 145
Ardeola, 110
idæ, 265
Ardisia, 414
Arganus distinctus, 161
Argaside, 131
Argiloborus insularis, 70
Argynnidinæ, 290
Argynnis, 291
Argyrocheila, 291
Aristida, 38, 199
Aroïdés, 87
Arrhenophanidæ, 191
Arrhenothrips, 229
Arrhenurus, 131
Arrhinotermes canalifrons, 256
Arrothia, 192
Arrugia, 292
Artamella viridis annæ, 235
Arthropodes, 107
Artitropa erinnys, 393
— — *comorarum*, 395
Ascalaphidæ, 189
Asclera, 176
Ascllote, 126
Asidini, 173, 330
Asilidæ, 197, 200, 374, 400
Aslanga, 291
Asolenus, 149
Asplenium, 91
kässneri, 328
prægracile, 328
Aspidomorpha apicalis, 182
Asphondylariæ, 199
Astacoides, 85, 127
Astreidæ, 198
Astur hensti, 265
Atænius, 153, 410
Atalius, 286
Atalophlebioides, 134
Atella, 291
Atelornis, 311
Aterica, 290
Athalia colibri, 166, 201, 360, 361
malagassa, 166, 201, 360, 361, 410
Athetocephinæ, 201, 283, 337
Athetocephus, 201
madecassus, 201
Atractides, 131
Atractocerus, 166
Attacidæ, 192
Atyidæ, 127
Aulacoderus, 177
Aulonocneminæ, 153, 308, 336

Source : MNHN, Paris

Aulonocnemis, 260
Aureotilla, 210
Austroniphargus, 106 126, 269
bryophilus, 126
starmühlneri, 126
Autoba costimacula, 112
Autoserica, 155
Autruches, 284
Avahis, 113
laniger, 341
laniger occidentalis, 216, 341
Axiocerses, 292

B

Babycurus gracilis, 97
Bætis, 134
Balanopteryx, 189
Balsaminaceæ, 199
Bambous, 37
Bambous-lianes, 39
Bananiers, 360
Baoris fatuellus, 393
dolens, 395
Baria, 361
Baris, 185
Barringtonia, 35
Basiothia medea, 395
Basitropis, 183
Batelusia, 291
Batocera rufomarginata, 256
Batocnema coquereli comorana, 394
Batrachorhina, 179, 253, 255
Batraciens, 85, 86, 88, 89, 99, 105, 230, 259, 264, 298, 307, 336, 349, 419, 431
Bauhinia comorensis, 115
Baviea, 129
Beccariola, 171
Bedotia geayi, 230
Belbina, 217, 218
Belenois, 289, 371
Belionota prasina, 299
Belohina, 323, 335, 338
Belohininæ, 153, 283, 337
Belonogaster, 213, 374
Bembidiides, 70, 269
Bembex madecassa, 256, 391
aldabra, 386
Berlandina decaryi, 97
Berosus acutispina, 391
bergrothi, 391
prolongatus, 391
Berothidæ, 188
Berytidæ, 225
Bethalus simplex, 387
Bethylidæ, 208
Bethyloidea, 208
Biantes, 130
milloti, 97
Bifila, 199
Bihoreau, 257
Bioxylus, 161, 285
Bipalium, 124
Biphyllidæ, 169
Biphyllus, 169
Birgus, 278
Bitoma siccana, 403
Blattides, 90, 92, 98, 99, 105, 112, 137, 389
Blattivorus, 176
Blastobasidæ, 191
Blattodea, 136
Bledius marinus, 385
Blepharoceridæ, 86, 196 à 198, 267, 344, 349
Blumea, 115
Bocchini, 209
Bœuf, 361
Boqidiella, 104
Boidæ, 234, 266, 283, 335, 416, 417
Boinæ, 234
Bois d'olive, 179, 408, 415
Boisduvalodes, 191
Bolboceras, 270, 271
Bolboceriné, 414
Bolyeria multicarinata, 416
Bolyerinæ, 234
Bombycoidea, 192
Bombyliidæ, 112, 197, 200
Boophilus, 131
Borassus, 36, 38, 115
Boroceras madagascariensis cajani, 121
Bostrychidæ, 163
Bothrideres fryeri, 385
Brachycerus, 185
Brachycyrtus, 205
— *minor*, 386
Brachydactyla, 180
Brachylophus, 232
Brachypteracias, 311
Brachypteraciidæ, 336

Source : MNHN, Paris

Brachyrrhynques, 248, 251, 399, 402
Brachystegia, 368
Brachytarsomys bastardi, 240
Braconidæ, 205, 292, 297
Bradymela, 180
Bradytherium, 243
Branchipus, 125
Brancsikia, 137, 138, 373
freyi, 373
Braulidæ, 196
Brenthidæ, 120, 184, 294, 295
Brixia, 381
Brookesia, 232
Bruchidæ, 179
Bruchomima, 180
Bruchomyinæ, 196
Brumus frater, 170
Bryocyclops, 96
Bryozoaires, 85, 124
Bufonidæ, 231, 259, 284, 307
Bulbophyllum, 36
Bulenides, 285
Bullinus, 229
Bunæa asiouga, 347
plumicornis, 319
vulpes, 347
Buprestidæ, 157, 158, 246, 251 294
Burgeonia, 228
Butorides striatus, 257
atricapillus, 257
— *javanicus*, 257
Byblia, 290

C

Caccobius, 407
Cacoplesia, 174
Cænioxylobanus 286
Cænis mœsta, 356
Cafius, 384
corallicola, 277
nauticus, 277
Calandrines, 402
Calanoïdes, 126
Calaos, 284, 307
Calastenus, 203
Callichromini, 409
Calliduloidea, 193
Calliphoridæ, 107, 197, 200
Callohispini, 182, 283, 337
Calochromus, 287
Calophyllum, 35
Calopieris, 289
Calotermes fryeri, 385
longus, 385
Calvaria, 415
Camaldus troglophilus 98
Campbellomyia, 270, 271
Campodea, 133
greeni, 133
Campodeidæ, 133, 402
Campodella, 133, 267, 270
Camponotus, 108, 109, 110, 211
shenki, 109
Camptelasmus, 217
Campylomma agalegæ, 385
Canards, 411
Canestrinidæ, 131
Cantharidæ, 161, 284
Cantheconidea migratoria, 385
Canthonini, 117, 338, 376
Canthyporus pauliani, 260
Capnites angustus, 109
Caprimulgus madagascariensis, 390
Capritermes capricornis, 107, 325
Capys, 292
Carabidæ, 146, 147, 158
Carabiques, 78, 79, 86, 92, 100, 105, 106, 107, 110, 165, 268, 292, 312, 319, 330, 344, 363, 399
Caraboidea, 146, 318, 320, 327
— *limbata*, 146
simplicia, 146
Caranistes, 183
Carassius auratus, 298
Caridina, 85, 92, 96, 127
Carissa, 37
xylopicron, 408
Carnivores, 113, 114, 118, 241
Carpophilus, 167
bigullatus, 167
bisignatus, 167
- *dimidiatus*, 167
- *hemipterus*, 167
— *humeralis*, 167
marginellus, 167
obsoletus, 167
Carposinidæ, 191
Carventus, 227
Casarea, 417
dussumieri, 416
Cassida, 182
Cassidinæ, 182
Castnidæ 192
Casuarina, 358

Source : MNHN, Paris

Catacroptera, 290
Catopsilia, 289
Catuna, 290
Cautires, 286
— *klugi*, 161
Cautiromimus, 286
Cebrionidæ, 307
Cecidomyiariæ 199
Cecidomyidæ, 116, 198, 199, 361
Céleuthétides, 368
Celyphidæ, 195
Cenarchis, 389
Centetepsylla madagascariensis, 113, 200
Centetesia, 113
Centetidæ, 111, 131, 200, 240, 266, 283
Centetinæ, 113, 336
Centrarchidés, 230
Centropus toulou insularis, 390
Centrornis, 257
Centrotus, 217
Cepæa, 352
Cephenmini, 150
Cephennomicrus, 150
Cephidæ, 201
Cephonodes hylas virescens, 394
Cerambycidæ, 177, 246, 266, 374, 405, 406
Ceratina fryeri, 386
Ceratolimnobia, 260
Cératopogonides, 106, 107
Ceratus, 161
Cerceris nenitra, 256
Cercopidæ, 112, 187, 216
Ceresium flavipes, 179
Cerf, 298
Ceridia stuckenbergi, 328
Ceriodaphnia, 125
Ceropria, 264
Cerylon, 170
Cerylonidæ, 169
Céstodes, 111, 352
Cetoniinæ, 107, 156, 165, 233, 308, 344, 402
Chalarodon, 232
Chalcidien, 112
Chalcidoidea, 207
Chalcioppe hippasia, 121
Chamæleon, 232, 233
— *gallus*, 351
nasutus, 351
— *pumilus*, 351
Chamaeleonidae, 232
Characinidæ, 229
Charadrius, 237
Charaxes, 262, 290
castor, 393
— *fulvescens*, 393
— *zoolina*, 122
andriba, 122
— — *betanimena*, 122, 123
— — *betsimisaraka* 122, 123
— — *firmus*, 122
— — *franouxi*, 122
— — *lambertoni*, 122
Charaxidinæ, 290
Charinus, 129
— *madagascariensis*, 129
Chat, 242
Chauves-Souris, 98, 200
Cheirogaleinæ, 378, 419
Cheirogaleus, 243
Chéleutoptères, 139
Chelifer cancroides, 128
Chelisoches chopardi, 144
Chéloniens, 231
Chenalopex, 257
Chèvres, 397, 414
Chiasognathinæ, 308, 414
Chiasognathus, 271
Chilecomadia, 267
Chilopodes, 127
Chionæma amatura, 121
Chironomidæ, 86, 91, 198
Chiroptères, 131, 225, 242, 267
Chlænacées, 37
Chloeon, 121, 134
Chlonocoris, 228
Chloropides, 96, 112
Chloroselas, 292
Cholotis sindonia, 386
Chopardempusa, 138
Chorinæus, 205
Chou de Kerguelen, 417
Chrysididæ, 208
Chrysiridia madagascariensis, 191
Chrysis lusca, 264
— *stilboides*, 393
Chrysobothris dorsata, 299
Chrysomela, 371
Chrysomelidæ, 79, 105, 112, 180, 399
Chrysomelinæ, 187
Chrysopa, 188, 399
Chrysopidæ, 188

Source : MNHN, Paris

Chrysopolomidæ, 191
Chrysotilla, 210
Cicadidæ, 216
Cichlidæ, 230, 334
Cicindelidæ, 106, 107, 121, 210
Cilités, 123
Cillæus, 167
Cimicidæ, 225
Cimicoidea, 225
Cinchona, 115
Cinnyris, 257
souimanga aldabrensis, 390
Circopes, 168
Cirolanide, 96
Cirsia, 105
Cis, 171
aldabranus, 385
Cisidæ, 171
Cissites, 176
Citrinophila, 291
Cixiidæ, 219
Cladocères, 125
Cladophorus, 286
Cladoxerini, 139
Clambidæ, 156
Clavator, 229
Clavigerinæ, 108, 109, 151, 372
Cleridæ, 164, 294, 295, 374, 409
Clidonini, 179
Clovia, 216
Clusiidæ, 197
Clythra, 181
Clythrinæ, 181
Cnodalonini, 173, 363
Coarctotermes, 107
Coccinellidæ, 105, 170, 294
Coccoidea, 221
Coccus, 110
— *formicarius*, 110
Cochenilles, 79, 90, 100, 110, 112, 114, 115, 116, 292, 328, 384, 415
Cochlididæ, 191
Cocos, 115
Cocotiers, 361, 362
Cœlænomenodera, 182
Cœlenterés, 123
Cœliades ramanatek, 393
— *comorana*, 395
Cœlonia fulvonotata, 393
— *solani comorana*, 394
Cœnojoppa, 204
Cœnyra, 289
Coleophora pentas, 170
Coleophoridæ, 191
Coléoptères, 78, 82, 85, 86, 98, 99, 100, 105, 115, 120, 123, 131, 145, 246, 260, 268, 283, 293, 294, 307, 308, 309, 374, 376, 384, 385, 389, 390, 391
Coliadina, 289
Colias, 289
Collemboles, 82, 91, 108, 132
Collocalia, 265
Colobaspis, 180
Coloberos, 285
Colobicus latiusculus, 172
Coloborrhis, 217
Colophon, 270
Colophotia, 285
Colpodes, 147
Colpodini, 110, 158, 336
Colubridæ, 234
Columbiformes, 257
Colydiidæ, 100, 169, 172, 389, 403, 404
Comaserica, 155
Compositæ, 36, 101, 199
Conchaspis insolitus, 114
— *tsaratananæ*, 115
Conchostracés, 125
Conderis, 285
Coniopterygidæ, 187, 331
Conoderus, 263
Conocephalidæ, 142
Conocephalides chagarnsis, 385
Conopogaster, 179, 266
Conynomus, 171
Cooksonia, 291
Copelatus, 148
Copépodes, 96, 104, 125
Cophyla phyllodactyla, 87
Coprini, 284, 308, 397
Copris, 259, 307
Copromorphidæ, 191
Copsychus, 239, 265
Coptocycla, 182
Coptomia, 156, 344
Coptomiini, 156
Coptops ædificator, 256
Coptosoma, 227
Coracina cinerea, 345
Corœbus, 158
Corbicula, 229
Cordyluridæ, 196
Corégones, 366
Coreidæ, 223, 225

Source : MNHN, Paris

Coreoidea, 225
Corethrella inepta, 263
Corixidæ, 223
Cormocephalus, 127
Cornelia, 217
Corylophidæ, 90, 170
Cosmopterygidæ, 191
Cossidæ, 190, 263, 267
Cossonides, 106, 109, 275, 277, 280, 399, 400, 402, 410, 415
Cossoninæ, 280
Coua, 237, 303, 341, 342
cærulea, 341, 342
cristata, 237, 341, 342
— — *cristata*, 237
— — *dumonti*, 237
— *pyropyga*, 237
- *delalandei*, 303, 304
verreauxi, 341, 342
Crabe, 85
Crabro, 214
Cratopus, 246, 248, 252, 277, 384, 386, 389, 415
— *adspersus*, 248
— *cavifrons*, 385
- *gloriosus*, 385
— liste des espèces, 246
Creagris, 189
Crematogaster, 108, 109, 110, 372
Crenidomimas, 290
Crenis, 290
Crepicardus, 160
Creutzeria tobaica, 90
Crioceriné, 180
Crioceris, 180
Crocidura, 240
Crocodiliens, 85, 110, 231
Crocodilus niloticus, 231
robustus, 231
Crucifères, 360, 361
Crudaria, 292
Crustacés, 104, 125, 384
Cryphalomorphus, 186
Cryptinæ, 205
Cryptocephalinæ, 181
Cryptocephalus, 181
Cryptochætum monophlebi, 112
Cryptophagidæ, 168
Cryptophagops, 169
Cryptophilus, 169
Cryptoprocta, 201, 242, 356
ferox, 241
Cryptoproctidæ, 285
Cryptoproctinæ, 336
Cryptops, 127
Cryptotermes domesticus, 405
Ctenidæ, 129
Ctenocephalides felis strongylus, 113
Ctenolimnophila (Campbellomyia) madagascariensis, 267
Ctenosta, 323, 324
- - *bastardi*, 323, 324, 336
— *grandidieri*, 324
— *senegalensis*, 324
Ctenotilla, 210
Cucujidæ, 168
Cuculus poliocephalus rochei, 413
Culicidæ, 86, 88, 89, 90, 197, 198, 406
Cupedidæ, 145
Cupes, 145
Cupido, 292
Curculionides, 79, 100, 101, 105, 246, 265, 267, 270, 292, 294, 327, 365, 389, 399, 402
Curculionoidea, 184
Cyaneolytta, 176, 260
Cycas, 35
Cyclestheria, 125
Cyclopides, 104, 105, 125
Cyclops vernalis, 351
Cyclostomides, 322
Cydnidæ, 227
Cydonia lunata, 170
Cylindrothorax, 176
Cyllodes, 167
Cymbidiella, 36
Cymones, 171
Cymothoe, 290, 308, 371
lambertoni, 320, 334, 336
lux, 334, 371
Cynandra, 290
Cynipoidea, 202
Cyperus, 36
Cyphoderini, 107, 108
Cyprinidés, 229
Cyprinodontidés, 230
Cypselidæ, 330
Cypsiurus parvus, 361
griveaudi, 361
Cyrestis, 290
Cyrtacanthacris tatarica, 391

Source : MNHN, Paris

D

Dactylispa, 182
Dactylopius coccus, 297
indicus, 297
Dæmon, 86, 156
Daim, 298
Dalpada, 227
Dalpadini 336
Damasippoides, 139
Danaida, 289
— *chrysippus*, 195, 400
— *dorippus*, 373
Danaidæ, 195
Dapidodigma, 292
Dascillidæ, 156
Dasylabris, 210
Dasyneurariæ, 199
Dasytes, 287
Dasytidæ, 166, 399
Daubentonia, 378
— *madagascariensis*, 356
— *robusta*, 243, 303, 356
Daubentoniidæ, 243, 336
Décapodes, 85, 127, 244
Decarynella gracillipes, 97
Deferundata aldabrana, 385
Deloneura, 291
Delphacidæ, 112, 220
Demosis, 285
Deraulax variicolor, 320
Derbidæ, 220
Dermanyssidæ, 211
Deræcoris limbatus, 385
Dermaptères, 88, 110, 144
Dermestes, 162
Dermestidæ, 111, 162
Desmidophorus, 185
Desmolycæna, 292
Deudorix, 291
Deuterochlara regalis, 374
Diacrisia madagascariensis, 121
Diadelia, 179
Dialeurolonga, 221
Dialytoderus, 153, 338
Diaphanes, 285
Diaphorus, 149
— *pauliani*, 385
Diastellopalpus, 378
Diastrophella, 258
Dicotyledones, 399
Dicranacrus, 141
Dicranotropis, 187
Dicronychidæ, 160, 307
Dicronychus, 160
Dicrurus 393
aldabranus, 390
Dictyopharidæ, 218
Dictyoptères, 136
Dictyopterus, 285
Didactylia, 153
Didierea, 38
Didiéréacées, 114, 323, 325
Diestoqyna, 290
Dihammatus, 285
Dilophaglossinæ, 13
Dilophotes 287
Dimacrocolus, 432
— *pauliani*, 197
Dinephrius, 184
Dinopidæ, 129
Dinopsyllus brachypecten, 200
Diopsidæ, 197, 198
Diopsis apollo, 198
Diphyllini, 169
Diphyrrhynchus, 107, 276
— *fryeri*, 277
Diplophoenicus, 160
Diplophyllus, 142
Diplopodes, 127, 305
Diplotoma, 175
Diploures, 132
Dipseudopsis, 190, 265, 426
Dipsocoroidea, 224
Dipsocoridæ, 100, 224, 269
Diptères, 85, 100, 106, 107, 111, 112, 115, 116, 195, 200, 260, 267, 312, 385, 390, 391, 407, 432
Discenea natalensis madagassa, 207
Discophus, 231
Ditoneces, 286
Ditrysiens, 190
Dodonea, 199
Dolichosauriens, 234
Donacia, 180
Donaciasta, 180
Donaciinæ, 180
Donaldia, 287
Dorygonus, 159
Dorylinæ, 107, 307
Doryscelis, 156
Downesia, 182
Dracæna, 38, 90
Drassidæ, 129
Drepanidæ, 191
Drilidæ, 284

Source : MNHN, Paris

Dromæocercus seebohmi, 312
Dronte, 257, 336
Drosophilidæ, 115, 200
Dryinidæ, 112, 209
Dryolimnas cuvieri aldabranus, 390
Dryophtorus, 277
Dryopidæ, 157
Dryops, 157
Dryotribus mimeticus, 405
Dudgeona, 263
Dugong, 241
Dumbœllia, 287
Duplaspidiotus aldabræa, 385
D'Urbania, 291
Dyctinidæ, 129
Dynastinæ, 153
Dysderens, 225
Dysderidæ, 125
Dysauxes, 373
Dysodiellus, 228
Dystenidæ, 129
Dytiscidæ, 88, 147, 260, 268, 294, 295

E

Eagris sabadius comorana, 395
Ebènes, 35
Eboda amblopis, 386
Eburiphora, 165
Echinocamptus, 125
Echinodermes, 244
Echthrodelphax, 209
Echthromorpha, 203
Ectatoderus nigriceps, 385
— *squamiger*, 385
Edentés, 243, 284
Edwarsininæ, 267
Eichhornia, 40, 94
crassipes, 407
Eilema, 356
aldabrensis, 386
- *squalida*, 356
Elæocarpus, 415
Elæodendron, 179, 408
Elaphoidella, 125
Elastrus aldabrensis, 385
Elateridæ, 89, 159, 160, 263, 294, 295, 408, 410, 415
Elis, 210
Eliurus myoxinus, 240
Elliptoblatta, 136
Elmidæ, 157
Elmidiola, 157
Elymniinæ, 289
Elymniopsis, 289
Emballonura, 242
Embioptères, 143, 307, 308
Emboros, 144
— *diversus*, 144
Emésines, 97, 99, 224
Empecta, 155
Enaria, 155
Enarina, 155
Encentridophorus, 131
Encya, 155
Endomychidæ, 109, 171, 294, 344
Enicmosoma, 389
Enneapaussus howa, 108
Enodognathus, 338
Entomogaster, 158
Eonaphis pauliani, 221
Epactophanes, 125
Epilachna, 170
Epilissini, 118, 336
Epilissus, 152
Epipagis prolalis, 386
Epipyropidæ, 191
Epirhyssa, 203
Epirodera annulipes, 91
Epitaphius, 183
Epitola, 291
Epitolina, 291
Epitolinæ, 194
Ephéméroptères, 85, 86, 134, 265, 356, 401
Ephydridæ, 197
Eponges, 85, 124
Eresidæ, 129
Eresina, 291
Eresinopsides, 291
Ergolis, 290
Erica, 199
Ericaceæ, 199
Friculus setosus, 241
Erikssonia, 292
Eriophyidæ, 131
Eronia, 289
Eros, 285
Erotylidæ, 169
Erymnochelys, 231, 266, 427, 431
Erythrophleum couminga, 37
Ethmiidæ, 191
Eubalia, 174
Euborellia, 145
Eucalyptus, 358

Source : MNHN, Paris

Euceros, 205
Euchlœ, 358
Euchloron megæra, 394
lacordairei, 395
Euchroea, 336
Eucinetidæ, 156, 268
Eucinetus, 156, 268
Eucnemidæ, 160, 263, 294, 408, 410
Eucomys tananarivensis, 112
Eucosma chlorobathra, 391
Eugenia, 199
— *jambos*, 415
jambolana, 115
Eukœnenia, 130
Eulepida, 155
Eulinognathus, 113, 216
Euliphyra, 291
Eulophiella, 36
Eumastacidæ, 143
Eumicromus, 188
Eumolpinæ, 181, 294, 399, 415
Eunicinæ, 290
Euparia, 153
Eupetinus, 167
Euphædra, 290
Euphorbia enterophora, 114
— *intisy*, 114
oncoclada, 114
stenoclada, 114
Euphorbiaceæ, 199
Euphorbes, 36, 37, 38, 114, 221, 328
Eupithecia, 330
dohertyi, 330
pauliani, 330
thomasina, 330
vesiculata, 330
Euplerinæ, 336
Euplœa, 407
Euptera, 290
Eupterotidæ, 192
Eurycerotidæ, 336
Eurygenius, 177
Euryphene, 290
Euryphœdra, 290
Euryphura, 290
Eurystomus glaucurus, 413
Eurytela, 290
Eurytelinæ, 290
Eusarcoris imperator, 385
Euscelis, 217
Eustadia, 149
Eustadiini, 149, 260
Eustegasta amœna, 136
Eustrophinus, 175
Eutermes milloti, 138
Euthyplocia, 133, 134, 265
Euthyrrhapha nigra, 98
Euvoraspis, 222
Euxanthe, 290, 338
Euxestus erithacus, 404
Evaniidæ, 207
Exetastus, 203
Exochomus hypomelas, 170
lævisculus, 170
Exphora, 253

F

Fageibantes bicornis, 97
Fagus, 271
Falco, 237
Falsoanthocomus, 166
Falsoconderis, 285
Falsotrichalus, 286
Faratsiho, 200
Felidæ, 284, 307
Felis, 284
— *catus*, 284
libyca, 284
Fernandum, 286
Ficalbia auratus, 87
bernardi, 87
— *beytouti*, 87
brygooi, 87
collessii, 87
de meilloni, 87
— *douceti*, 87
gigas, 87
— *haddowi*, 87
jeansottei, 87, 88
levicastilloi, 87, 89
longicornis, 87
marksæ, 87
mattinglyi, 87
— *milloti*, 87
pollucibilis, 87
ramala, 87
— *lemur*, 87
— *roubaudi*, 87
spinosus, 87
stellatus, 87
— *stoni*, 87
— *vansomereni*, 87
Ficus, 38, 207
Figulini, 152
Filaos, 35

Source : MNHN, Paris

Filistatidæ, 129
Flabellodilophotes, 287
Flacourtiaceæ, 199
Flagellés, 123
Flatidæ, 218, 219
Fodina aldabrana, 386
Formicidæ, 151, 211, 212, 288
Formicoidea, 211
Formicococcus greeni, 110
Formicomus, 177
Fornax, 160
Fosa, 242
Foudia, 253
— *aldabrana*, 390
— *madagascariensis*, 254
— *omissa*, 253, 254
Fougères, 199, 400
Fourmis, 308, 415
Fryeria aphonodes, 385
Fulgoridæ, 217, 218
Fulgoræcia, 191
Fulgorothrips, 229

G

Galago, 114
Galepsus andriai, 137
Galerucinæ, 181
Galidictinæ, 336
Galliformes, 239
Gambusia affinis holbrooki, 298
Gardenoides speluncarius, 97
Gascardia, 110, 222
- *madagascariensis*, 110, 112, 115
Gastéracanthes, 129
Gasterophilidæ, 196
Gastéropodes, 305
Gasteruption, 207
Gasteruptionidæ, 207
Gastrallus, 162
Gehyra, 278
Gekkonidæ, 232
Gelastocoridæ, 223
Gelechiidæ, 191
Geloius finoti, 142
Geocoris insularis, 385
Géocorises, 223
Geometridæ, 191, 330
Geometroidea, 191
Geopelia striata, 302
Georyssidæ, 102, 148
Georyssus 148
Gephyromantis, 88
methueni, 87
- *variabilis*, 87
Geranomyia immaculata, 386
Gerrhosauridæ, 232
Gerridæ, 393
Gerris, 222
Gerroidea, 223
Gitona pauliani, 115, 200
Glaucytes, 179
Gleichenia, 35
Glossinidæ, 196
Glyphipterygidæ, 191
Gnathidiini, 100, 102, 173
Gnophodes, 289
Gobiidés, 230
Gœphanes, 179
Goleta, 129
Goniagnathus, 217
Gonipterus, 297
— *scutellatus*, 297
Gordiens, 112
Goyaviers, 414
Gracilariidæ, 191
Grammangis, 36
Grandidierella, 85
Grandidierina, 232
Grassjapyx, 132
Grégarines, 111
Gromphadorrhina, 90
— *lævigata*, 90
Grosphus, 128
Gryllacrididæ, 91, 105, 141
Gryllacris, 141
- *fryeri*, 385
Gryllides, 98, 99, 105, 258
Gryllodea, 143
Gryllotalpa devia, 260
madecassa, 260
Guêpiers, 110, 411
Guieraliæ guieræ, 112
Guignotus farquharensis, 384
Gulamentus, 183
Gymnopleurus, 259, 284, 307
Gyrinidæ, 148, 294

H

Hadronotus sesbaniæ, 112
Hæmadipsa, 124
Hæmaphysalis, 111, 113, 131
Hæmatopinus palpebræ, 216
suis, 215

Source : MNHN, Paris

Hæmatopota, 196
Halacritus, 106
Halictus, 386
— *aldabranus*, 386
— *europæensis*, 385
Haliplidæ, 147
Halobates, 107
Halocrepis, 147
Halovelia, 107
pauliani, 385
Hallica, 181
Halticinæ, 182
Halyaria, 227
Hamanumida, 290
Hanseniella, 127
Hapalips, 168
Haplipapyx, 132
Haploscelis, 171
Haptoncus diversus, 167
— *luteolus*, 167
— *minutus*, 167
— *ocularius*, 167
— *sobrinus*, 167
Harmaclona, 191
Harmilla, 290
Harongana madagascariensis, 39
Harpacticides, 86, 104, 125
Hebridæ, 223
Hebrus, 222
Hedychridium seyrigi, 208
Hedylepta, 360, 361
Helichrysum, 39, 199
Helicophanta, 229
Helictopleurina, 308
Helictopleurus, 338, 377
Heliodinidæ, 191
Helix bewsheriana, 305
Helle, 267
Helmidæ, 97
Helminthes, 266
Helminthocharis, 157
Helochares melanophthalmus, 391
Helodidæ, 86, 88, 90, 91, 156
Helotidæ, 307
Hématozoaires, 123
Hemerobiidæ, 188, 399
Hemiconderis, 285
Hemicyrtini, 154
Hemicyrtus, 154
Hemipeplidæ, 175
Hemipeplus, 175
Hemipimpla pulchripennis, 202, 203
Hemipimpla vipioides, 203
Hémiptères, 85, 86, 92, 110, 222, 267, 269, 292, 374, 385, 390, 391, 402
Henicinæ, 267
Henicocephalidæ, 91
Henicocephaloidea, 224
Henotesia, 289
Heodes, 292
Hepialidæ, 270, 284, 307, 308, 419
Heptagenia lateralis, 356
Hermetia illucens, 299
Hérons, 110, 411
Herpœnia, 289
Herse convolvuli, 393
Hersilidæ, 129
Hesperiidæ, 193, 395
Heteroceridæ, 157
Heterocerus, 157
— *vulpes*, 256, 391
Heterogyrus, 148
Heterojapyx, 132
— *pauliani*, 132
Heterophylus, 173
Heteropsis, 289
Hétéroptères, 90, 384, 389
Heteropterygineæ, 139
Heterotaxis, 160
Hewitsonia, 291
Heracentrus citrosceloides, 141
Herodon, 154, 336
montandoni, 320, 324, 336
Hibiscus, 220
Hilda, 220
Hintsy, 35
Hinzuanius, 130
Hippelates femorata, 385
Hippoboscidæ, 200
Hippopotame nain, 118, 303
Hippopotamus lemerlei, 420
Hippotion aurora, 395
celerio, 395
eson, 395
— *geryon*, 395
— *ostris*, 395
Hirondelle domestique, 413
Hirudinées, 124
Hispinæ, 182
Hister, 149
Histeridæ, 106, 149, 263, 294, 295 399
Hoberlandtiessa, 227
Hodotermes, 307

Source : MNHN, Paris

Holoparamecus, 171
Holpopleura, 216
— *œnomydis*, 113, 216
Homaleptops, 185
Homalium, 330
Homalomorphus, 265
Homoneures, 190
Homoptères, 98, 99, 216, 385, 389, 391
Homosomus, 186
Homotropus, 205
Hoplinæ, 91, 154, 155, 166, 260, 268, 270, 397, 402
Hoplionota, 182
Hoplochelus, 155
Hoplocorypha, 137, 260
Hoplurus, 232
Hovabiantes pauliani, 97
Hovactyla, 156
Hovaphileurus, 154
Hovatoma, 178, 252
Humblotia flavirostris, 392
Huppe, 257, 338
Hyale, 126
Hybosoridæ, 117, 152
Hybosorus, 152
Hydaticus, 148
Hydracariens, 85, 131, 356
Hydrachna, 131
Hydrænidæ, 88, 100, 102, 148, 267
Hydrænidea, 267
Hydres, 85, 123
Hydrethus, 157
Hydrodroma, 131
Hydrometra, 222
Hydrophilidæ, 88, 149, 258, 292, 325
Hydroscapha, 148
Hydroscaphidæ, 148
Hydrostachys, 85
Hydrothelphusa, 127
Hydrovatus, 148
Hylidés, 231, 284
Hyménoptères, 78, 111, 283, 309, 331, 385, 390, 391, 407
Hypeninæ, 192
Hyperechia, 374
Hyperolidæ, 307
Hyphæne, 114
— *shatan*, 39
Hyphydrus, 148
Hypogeomys antimena, 216
Hypolimnas, 290
— *dexithea*, 312, 336
— *dubia drucei*, 353
— *misippus inaria*, 373
Hypolycæna, 292
Hyponomeutidæ, 291
Hyposerica, 155
Hypositiidæ, 265, 336
Hypositiinés, 239
Hypselosoma, 224, 269

I

Icariotis, 179
Icerya, 298
— *seychellarum*, 112, 298, 415
Ichneumonidæ, 78, 202, 206, 298
Ichneumoninæ, 204
Ichneumonoidea, 202
Ichthyurini, 284
Ichthyurus, 284
Idobrium voeltzkowi, 386
Idolomorpha, 137
Iguanidæ, 232
Imerina wasmanni, 109
Imma quæstoria, 386
Impatiens, 199
Incurvariidæ, 190
Indjapyx, 132
Indocampa, 133, 134
Indris, 113, 243, 346, 378
Indrisidæ, 243, 336, 378
Insectivores, 85, 113, 114
Iolaus, 292
Ipidæ, 186
Ipobracon, 142
Ipomoea pes-capræ, 405
Iridana, 291
Iridopterygiinæ, 137
Irvingia typica, 391
Isometopidæ, 225
Isometrus maculatus, 128
Isopodes, 85, 96, 98, 104, 107, 126, 402
Isoptères, 138, 385
Issidæ, 219, 264
Ithystenini, 184
Iulides, 127
Ivohibea cavernicola, 97
Ixocincla, 265
Ixodes, 131
Ixodidæ, 83, 111, 131
Ixodoidea, 113, 131

Source : MNHN, Paris

J

Jacinthe d'eau, 407
Jamrose, 415
Japygidæ, 107, 132
Japygidea, 132
Jasminum sambac, 115
Jassidæ, 112, 216, 267
Jujubier, 338

K

Kalanchoe, 36
Kallima, 290
Kandraspis euphorbiæ, 114
Keeta aldabrana, 385
fryeri, 386
Kermesia hargreavesi, 220
Kimminsia, 188
Kinnaridæ, 220
Kleiduchus, 89

L

Laberia, 253
Laccophilus, 148
Lachnocnema, 291
Lachnoptera, 290
Lactica, 182
Lælaptidæ, 111
Lagaropsylla hoogstraali, 200
— *incerta*, 200
Lagria, 174
Lagriidæ, 173, 294
Laius, 107, 166, 276, 277, 278
Lamellibranches, 85
Lamiaires, 178
Lamiinæ, 294
Lamprocerinæ, 285
Lamprophorus, 285
Lampyridæ, 161, 284
Lampyrinæ, 285
Lampyris, 285
Landolphianus, 186
Langaha, 234
Languriidæ, 169
Lantana, 298
Laparosticti, 338
Lapins, 417
Larentiinæ, 330
Larinopoda, 291
Lasiocampidæ, 192
Lasiocercius, 179
Lasiodactylus pictus, 167
Lasioderma, 162
Lasiopterariæ, 199
Lathridiidæ, 171
Lauraceæ, 199
Lauxaniidæ, 197
Leandria, 232
Lebia, 322
Lebistes reticulatus, 298
Ledrinæ, 217
Leguminosæ, 199
Lema, 180
Lemoniidæ, 193, 291
Lemur, 113, 243
— *catta*, 201
fulvus, 348, 350
Lemuricedus, 183
Lemuridæ, 243, 336, 378
Lémuriens, 78, 111, 114, 118, 123, 131, 200, 215, 242, 264, 303, 304, 305, 349, 356, 377, 378, 410
Lemuroidea, 242, 243, 283
Lemuroptes, 113
Lemurpediculus, 113
— *petterorum*, 216
vesiculosus, 216
Lepidocampa, 133, 134
— *gravelyi pectinata*, 133
Lepidochora, 364, 371
— *kahani*, 371
porti, 371
Lépidoptères, 78, 85, 112, 115, 116, 190, 267, 270, 312, 319, 328, 360, 373, 385, 389, 390, 391, 397, 407
Lepidosaphes europæ, 385
Lepilemur, 113, 216, 378
Lépismes, 108, 132
Leptaulax undecimpunctatus, 182
Leptestheria, 125
Leptomyrina, 292
Leptoneura, 289
Leptopterus chabert, 345
Leptopodidæ, 223
Leptopus horvathi, 223
Leptosia, 289
— *nupta*, 260
Leptoside, 267
Leptosomatidæ, 239, 336
Leptotrichalus, 286
Leucæna, 415
Lézards, 85, 121, 232, 266, 278, 305, 312, 319, 327, 356, 405, 416, 417, 433
Libellulosoma, 135

Source : MNHN, Paris

Libnelis, 286
Libnetisis, 286
Libnetomimus, 286
Libnetomorphus, 286
Libocedrus, 27
Libythea, 193, 291
Libytheidæ, 193, 291
Limacodidæ, 191, 210
Limentinus aldabranus, 385
Limnesia, 131
Limnetis, 125
Limnichidæ, 157
Limnichus, 86, 157
Limnius, 157
Limnochares, 131
Limnogale, 85
Limnogonus, 222
— *cereiventris*, 222
Limnophilidæ, 190
Limonia memnon, 331
Limosa lapponica, 413
Liodidæ, 149
Liostylus, 165
Lipernes, 285
Liphyrinæ, 194
Liponysella, 113
Liptena, 291
Lipteninæ, 194, 291
Lissocapsus wasmanni, 109
Lissosculpta, 209
Listrophoridæ, 111, 113, 131
Literna, 216
Lithaeus stellatus, 391
Lithinus, 185, 372
nigrocristatus, 372
Lithocolletidæ, 191
Litotropis, 183
Lixophaga diatreæ, 298
Lixus, 185
Loberolus, 168
Loberus, 168
Lobopteromorpha, 136
Lobrathium, 362
hamoni, 362
— *pauliani*, 362
Logisticus, 179
Lokombitsikala coccidivora, 112
Lollius, 264
Lomocyma ægrapha, 394
Lonchotus, 153, 154, 246, 252, 336, 391, 393
— *astovensis*, 385
Longitarsus, 182
gardineri, 381
Lophelmis, 157
Lophogastra, 156
Lophophyllus, 174
Lorisoidea, 242, 243
Losgna, 204
Lucanidæ, 152, 270
Lucernuta, 285
Lucidotinæ, 285
Luciola, 161, 284, 285
læta, 161, 275
Luciolinæ, 285
Luffia, 115
Luperodes quaternus, 407
Lycænesthes, 292
Lycænidæ, 194, 291, 419
Lycæninæ, 194, 291
Lycidæ, 161, 270, 284, 285, 294
Lycinæ, 285
Lycopirgentes, 286
Lycoriides, 100
Lycorina, 203
Lycosidæ, 129
Lycidæ, 163
Lycus, 285
Lygæidæ, 225
Lygæoidea, 225
Lygistopterus, 286
Lygodactylus, 232
Lymantriidæ, 192
Lymexylonidæ, 166
Lynceus, 125
Lyncides coquereli, 218
Lyonetidæ, 191
Lyponia, 286
Lyropoeus, 287
Lyttides, 112

M

Maassenia heydeni comorana, 394
Mabuya comorensis infralineata, 405
Macaranga, 199
Macellocerus, 173
Machilinus, 268
Machilis, 132
Machiloides, 132, 268
Macrochiroptères, 99
Macrolépidoptères, 397
Macroglossum æsalon, 394
trochilus, 394

Source : MNHN, Paris

Macrolycus, 285
Macronema, 190
Macropodus opercularis, 298
Macroscytus fryeri, 385
Macrosiagon, 176
Macrotarsomys, 113
— *ingens*, 326
Macrothrix, 125
Madacanthococcus, 114
Madachauliodes, 187, 268, 270
torrentialis, 187
Madagascarophis colubrina, 235
Madateuchus, 335, 338
viettei, 315
Madenemura, 139, 344
Madhalymococcus, 114
Makialges, 113, 131
Malachiidæ, 107, 166
Malacirops, 359
Malagasitermes, 138
Malgasia, 98
microphtalma, 98
Malgassophlebia, 135
Mallophages, 111, 113, 215
Malpighiacées, 39
Malthacodes, 287
Mammifères, 113, 240, 259, 266, 271, 293, 326, 336, 338, 384
Mangifera indica, 115
Mantella, 40, 99, 349
Mantidactylus, 231
Mantides, 111, 112, 260, 373, 431
Mantispidæ, 189
Mantodea, 137, 320
Margattea, 256
Marginaleyrodes, 221
Marolia, 175
Marpesiinæ 290
Martinet, 361
Martin-pêcheur, 110
Martiniola madagascariensis, 223
Maruthas fumigatus, 384
Mastododera, 179
Mausoleopsis, 156, 262
Mecistocephalus, 127
Mécoptères, 307, 308
Medemia, 36, 39
Meenoplidæ, 220
Megachile pauliani, 385
Megaladapidæ, 243, 378
Megaladapis, 378
Megalomma alluaudi, 343
— — *tricoloratum*, 343
Megalopalpus, 291
Megalophthalminæ, 285
Megalopodinæ, 180
Mégaloptères, 187, 265, 268
Megalybus, 267
Megapenthes difformis, 385
Megapodagriidæ, 135
Megarrhaphis acuta, 112
Megastylus, 203
Megopis, 404
— *modesta*, 178
Melampyrus, 286
Melandryidæ, 109, 175, 177
Melanitis, 289
Melanoxanthus, 159
melanocephalus 406, 409
Melittomma, 166
Meloe, 176, 307
Meloidæ, 176
Melolonthinæ, 154, 165, 292, 294
Melolonthini, 155
Melyridæ, 166, 294
Melyris, 287
Membracidæ, 217, 284, 307
Meneris, 289
Meria, 210
Meridarchis cæmentaria, 391
Merops superciliaris, 413
Mesa, 210
Mesembrina excavata, 80
Mesochria, 260
Mesœnatidæ, 239, 336
Mesocœlopus, 162
Mesolycus, 285
Mesoplatys madagascariensis, 112
Mesostigmata, 131
Mesothes, 162
Mesoxantha, 290
Metachanda, 389
Metachandidæ, 191
Metadorodocia, 154
Metagoniochernes, 128
Metagonystylum minense, 298
Metanœus, 286
Metarbelidæ, 190
Methoca, 210
Methocidæ, 210
Metoponorthus pruinosus, 387
Metrirrhynchus, 286
Mezira, 228
drakei, 228
madagascariensis, 228
— *monedula*, 228

Source : MNHN, Paris

Mezira sulciformis, 228
Meziridæ, 227
Microcebus, 113, 216, 243, 378
Microcerbérides, 104
Microcerotermes, 107, 138
Microchiroptères, 99
Microcoléoptères, 100
Microcoloberus, 285
Microditoneces, 286
Microgale, 211
Microhodotermes, 307
Microhylidæ, 230, 231
Microlanguria piceola, 169
Microlépidoptères, 260, 397
Microlyropœus, 286
Micronecta, 222
Micropaurasellides 104
Micropentila, 291
Micropezidæ, 197
Microphanurus aloysi-sabaudiæ, 112
Microplateros, 286
Micropterus salmoides, 298
Microscelis, 239, 265, 340, 365
— *crassirostris moheliensis*, 365
— *madagascariensis*, 365
— *parvirostris*, 365
Microtermes kauderni, 107
Microtinæ, 240
Microvelia, 212
— *lakatomivolæ*, 97
Microveliidæ, 223
Micryphantidæ, 129
Miletinæ, 194
Millomontia brevispina, 97
Millotina pauliani, 98
Millotoca mirotermitidis, 107
Mimacræa, 291
Mimacræinæ, 194
Mimegralla, 197
Mimoxylobanus, 286
Miridæ, 109, 225, 374, 384
Miroclaviger, 109
Mitosoma, 186
Mnematidium, 269
Mnematium, 269
Mollusques, 78, 85, 229, 244, 246, 311, 337, 401
Monias, 311
Monocotylédones, 91, 144, 399
Monomma brunnipes, 174
Monommidæ, 174
Monotrysiens, 190
Monræia pratti, 109
Mordella, 176
Mordellidæ, 175, 291
Mordellistena, 176
Mormyridés, 229
Morostoma, 160
Moustiques, 406
Murinæ, 240
Musaraignes, 240
Mus musculus, 240
Muscidæ, 90, 107, 197
Musurgina, 192
Mutilla, 210
Mutillidæ 78, 210
Mycalesis, 289
Mycetophagidæ, 171
Mydaidæ, 195
Mygales, 129
Mygalomorphes, 129
Mylabris, 307
Mylothris, 289, 371
— *splendens*, 312, 336
Mymaridæ, 297
Myobiidæ, 131
Myotis, 98
Myriapodes, 111, 123, 127, 266
Myrina, 291
Myrmarachne, 374
Myrmecocatops latus, 109
Myrmecoclytus, 374
Myrmecolax, 187
Myrmecophila, 97, 258
Myrmecorrhinus pinniger, 109
Myrmeleontidæ, 189
Myrtaceæ, 199
Mystrium, 212
Myzopoda, 242
Myzopodidæ, 267, 283, 336

N

Nacerda melanura, 176
Naididæ, 124
Nagara nana, 387
Narthecius, 168
Nasutitermes, 138
Natalocampa, 131
Naupactini, 266
Neaveia, 291
Necrobinus, 165
Nectarinia, 393
Necyladopsini, 179, 266

Source : MNHN, Paris

Necyla, 190
Nelicurvius nelicourvi, 310, 311
Neliopisthus, 205
Nématodes, 104, 111, 124, 212
Nematopeza, 105, 320, 349, 370
Némertes, 125
Nemestrinidæ, 197
Nemocephalini, 184
Nemostira, 174
Neocœngra, 289
Neocolpodes, 109, 344, 370, 371, 372, 426
Neocordulia, 135
Neodrepanis, 311
Neodypsis, 115
decaryi, 115, 323
Neomixis, 237
debilis, 139
decaryi, 239
striagula striagula, 239
tenella tenella, 239
tenella orientalis 239
Neomnematium, 260, 269, 323, 335
sevoistra, 315
Neomyzomyia, 363
Neotermes europæ, 138, 385
Népenthacées, 90
Nepenthes, 35, 87, 88, 89, 90, 91, 94
Nephele accentifera comorana, 394
comma derasa, 394
densoi, 394
– *œnopion comorana*, 394
œnopion œnopion, 394
Nephotettix 217
Nephrotoma, 255
Neptidinæ, 290
Neptidopsis, 290
Neptis, 290, 371
decaryi, 334, 371
Neseremnus, 331, 370
Nesillas, 253, 255
brevicaudata, 365
typica typica, 238, 365
ellisii, 238
lantzi, 239
monticola, 239
obscura, 239
Nesiotus, 269
Nesocampa, 133, 134
Nesochrysa, 188
Nesocordulia, 135
Nesolestes, 135, 336, 344
Nesomyinæ, 240, 283, 336
Nesomys, 216
Nesopeplus, 167
Nesopetinus, 167
Nesoryctes tetradactylus, 200
Nesosisyphus, 258, 366
– *pygmæus*, 366
– *regnardi*, 367
rotundatus, 367
vicinus, 366
Nesovinsonia, 258
Neumania, 131
Neuroctenus chinai, 228
gulliveri, 228
Névroptères, 85, 187, 385
Newtonia brunneicauda monticola, 331
Nimboa pauliani, 385
Ninox, 239, 265
Niponiinæ, 149, 263, 410
Nisia atrovenosa, 220
Nitidulidæ, 88, 167, 294, 389, 410
Nocticola, 137
decaryi, 98
Noctuidæ, 192, 360
Noctuoidea, 192
Noëmia, 179
Nogodinidæ, 253
Nosodendridæ, 162
Nosodendron, 162
Nossiœcus, 181
Noterini, 86
Nothofagus, 271
Notocampa, 133
Notodontidæ, 192
Notolister, 149
Notonectidæ, 223
Notosocantha, 182
Notostigmata, 130
Numenius, 413
Nyctemerina, 192
Nycteribiidæ, 111
Nycteropini, 260
Nycteropus, 173
Nycticorax, 110
Nyctophila, 285
Nymphalidæ, 121, 194, 290, 371
Nymphalinæ, 290
Nymphula, 85

O

Ocelliusa, 200, 312, 330
Ochodæinæ, 153

Source : MNHN, Paris

Ochteridæ, 223
Ochterus marginatus, 223
Octaviens, 165
Odonates, 134, 270
Odontolakis, 141
Odontopus zonatus, 141
Odynerus, 213
silnos, 213
trilobus, 213
ventralis, 213
Œcobiidæ, 129
Œcophoridæ, 191
Œcophylles, 307
Œdemeridæ, 176, 269
Œstridæ, 196
Oie d'Hawaï, 396
Oiseaux, 78, 111, 215, 235, 246, 248, 264, 293, 298, 305, 312, 331, 336, 338, 361, 392, 397, 411, 419
Olbiogaster, 260
Olibrinus pigmentatus, 387
Oligochètes, 124
Oligusa crematogastris, 109
Ongules, 117, 241, 259, 284, 307
Oniscoïde, 107, 126
Oniticellini, 117
Oniticellus, 370
Onogastris, 105
Onthophagini, 117, 118
Onthophagus, 362, 378, 404
catta, 363, 404
cervus, 400
delphinensis, 363
depressus, 301, 363, 404, 410
elegans, 363
hinnulus, 363
unifasciatus, 404
pipitzi 363
Ooencyrtus sesbaniæ, 112
Opatrum, 406
Ophiderinæ, 192
Opilionides, 97
Opilions, 130, 258, 266
Opiloacaridæ, 130
Opogona, 389
harpalea, 386
Opuntia, 297
vulgaris, 297
Oranger, 290
Orchidées, 258
Orectogyrus, 148
Oribates, 82, 90, 131
Orimargo fryeri, 386
Ornithodorus moubata, 131
Orobia, 139, 344
Orphilinæ, 162
Orphinus, 162
Orphninæ, 117, 153
Orsodacninæ 180
Ortheziola, 100
Orthocentrus, 205
Orthogonalos gigantea, 206
Orthoptères, 120, 141, 384, 390, 391
Orthoptéroïdes, 264, 267, 385
Orthostolus, 167
Oryctes, 301
boas, 301, 378
gigas, 301, 375
Oryctini, 154
Oryssidæ, 201
Oryssus, 201
oberthuri, 201
Oryzorycteinæ, 113, 336
Osaka, 253
hyalina, 391
relata, 391
Osmylidæ, 188
Osoriens, 91, 100, 102, 410
Osoriini, 269
Ostoma, 163, 164
Osphronemus goramy, 298
Ostracodes, 96, 104, 126
Otomantis, 137
Otomops, 98
Ototula, 285
Otus rutilus rutilus, 274, 275
capnodes, 275
insularis, 275
mayottensis, 275
pauliani, 275
pembaensis, 275
Ovalampis, 285
Ovamela, 180
Oximacris bicolor marschalli, 364
candidipennis, 364
marginipennis nigropunctata, 364
Oxyge pauliani, 173
Oxylides, 291
Oxyopidæ, 129
Ozænides, 146

P

Pachelmis, 157
Pachnoda, 99

Source : MNHN, Paris

Pachydemini, 155
Pachyferonia, 331
Pachypodium, 36, 37, 38
Padilla, 129
Palæmonidæ, 85, 127
Palla, 290
Pallenis, 165
Pallodes 167, 168
Palmiers, 37, 86, 91
Palpares, 189
pæltzkowi, 188
Palpigrades, 80, 130, 402
Panargyrops, 205
Panax, 199
Panceratothrips, 229
Pandanus, 35, 36, 37, 86, 87, 89, 91, 94, 141, 160
heterocarpus, 405, 415
Panogena jasmini, 394
— *lingens comorana*, 394
Pantoleistes grandis, 224
Papilio, 195, 288
— *antenor*, 323
— *dardanus meriones*, 373
— *erithonioides*, 195
— *nireus*, 262
— *nireus aristophontes*, 393
— *oribazus*, 195
Papilionidæ, 281
Parabactridium, 139
Parabathynelles, 127
Parabuthus, 128
Paracheiridium, 128
— *decaryi*, 97
Paracontias, 232
Paracophyla tuberculata, 87
Paractenopsylla kerguisteli, 113
Paradorocia, 154
Paragarypus, 128
Parahelle, 267
Parajapyx, 132
Paralamycles, 266
Paralichas, 156
Paramecosoma, 168
Paraputo myrmecophilus, 110
Parapyropterus, 285
Pararge, 289
Parasa valida, 118, 121
Parastacidæ, 127, 266
Parataphes, 285
Paratettix chagœnsis, 385
Paratilapia polleni, 337
Paratrechina, 108
Paratuerta, 192
Pardopsis, 291
Parectatosoma, 139
Parectopa eageniella, 115
milloti, 115
Paretroplus 230
Parhydræna, 91
Parisia, 96, 127
edentata, 96
Parisomorphus, 154
Parolpium, 128
Passalidæ, 152
Paulianaphis madagascariensis, 114, 221
Paulianina, 267, 269, 270, 271, 351
Pauliamiana, 217, 267, 269, 270
Pauliamites nidicola, 110
Pauliamium 228
delectum, 228
Pauliamocoris speluncarum, 98
Paulianodes, 190, 268, 270
Paulianothrips, 229
Pauropodes, 80, 100, 107, 127
Pauropus, 127, 128
Paussidæ, 107, 146, 294
Paussiger limicola, 109
Paussomorphus, 108, 146
Paussus, 107, 108, 146
— *humbloti*, 108
— *milloti*, 108
— *planifrons*, 107
— *scaphifrons*, 108
Pedilidæ, 177
Pédipalpes, 416, 417
Pedrillia, 180
Pelecanus rufescens, 299
Pélican, 299
Pelecophora, 287
Pelecotomoides, 176
Pelmatoplana, 125
Pelocherops, 157
Pelopidas gemella, 395
- *mathias*, 395
Pemphigostola, 192
Pénicillates, 127
Pennisetum, 199, 221
Pentatomidæ, 95, 112, 226, 292
Pentatomoidea, 226
Pentebathmus, 186
Pentila, 291
Pentilinæ, 194
Perdicus anthrophilus, 173
Perudexia fulvipes, 146

Source : MNHN, Paris

Peridroma margaritosa, 360
Péripates, 28
Perkinsiella, 220
Perrotia, 191
Pétrel géant, 411
Peyerimhoffia, 200
Phæochrous, 152
Phæogola, 177
Phalacridæ, 169
Phalangodidæ, 130
Phaleria, 107
Phalériides, 106, 381
Phaner, 243
Phaon rasoherinæ, 135, 136, 343
— *viridipennis*, 135, 136, 343
Pharmacophagus, 288, 323
Pharoscymnus, 170
Phasiinæ, 374
Phasis, 292
Phasmides, 105, 120, 139, 265, 299, 344, 431
Phedina borbonica, 110
Pheidole, 108
— *megacephala*, 415
oswaldi, 109
Phelsuma, 232, 417
— *güntheri*, 416, 417
— *newtonii*, 417
madagascariensis, 277, 405
— — *abbotti*, 277
— — *andamensis*, 277
— — *longinsu'æ*, 277
— — *parkeri*, 277
Pheropsophus humeralis, 256, 391
Phibalosominæ, 267
Philæmon, 124
Philematium, 409, 410
femorale, 409
— *festivum*, 409
Philepitta castanea, 237
Philepittidæ, 239, 336
Phileurini, 154
Philharmostes, 152, 260
Philippia, 39, 101, 114, 199
Philusina oberthuri, 109
— *ranavalonæ*, 109
Phlebotominæ, 284
Phlebotomus squamipleuris, 273
Phlocteis, 158
Phlœobius, 183, 410
gigas, 183
— *pustulosus*, 183
Phlœophagosoma aldabranum, 386
Phlœotragus, 183
Phloiocopus, 165
Phœnicobatina, 337, 391
Phœnix reclinata, 301, 338
Pholeidæ, 97, 99, 129
Phoridæ, 99, 110, 197
Photis, 85
Phreatoicidea, 126, 308
Phthirpediculus 113, 216
avahidis, 113
propithecii, 216
Phyllies, 139, 264, 292
Phylloenistis saliqua, 115
Phyllodactylus 232
Phyllodromia, 136
Phyllognathopus, 125
Physcœneura, 289
Phytala, 291
Phytolacca abyssinica, 115
Piazocaulus, 267
Piazocnemis, 184
Piercia viettei, 330
Pieridæ, 121, 195, 288, 371
Pierinæ, 289
Pieris, 289
Pictinus pauliani, 227, 385
Pimpla madecassa, 203
— *properata*, 203
Pimplinæ, 202
Pinacopteryx, 289
Pintade, 301, 338
Piona, 131
Pipistrellus, 98
Pipunculidæ, 112
Pisauridæ, 129
Pisidium, 229
Pistia, 94
Pittosporum, 115
Plagiostenopterina cyanosoma, 391
ruficeps, 391
Planaires, 85, 124
Planema, 291
Planeteros, 286
Plangia ovalifolia, 385
Planococcus anaboranæ, 115
furcisetosus, 110
lilacinus, 110
Planorbis, 229
Plasmodium, 111
Plastoceridæ, 160
Plastocerontus madecassa, 107
Plataspis, 226, 227
Plateros, 286

Source : MNHN, Paris

Plathelminthes, 124
Platycis, 285
Platycnemis, 135
Platycraninæ, 139
Platygassini, 337
Platypelis, 88
- *milloti*, 87
pollicaris, 87
Platypicerinæ, 186, 337
Platypicerus hamatus, 186
Platypodidæ, 186, 337
Platypus, 186
Platysaissetia, 110
Plécoptères, 80, 85, 138, 267, 269, 314, 401
Plectiscini, 203
Plesiorycteropus madagascariensis, 303
Plethodontohyla, 88
— *notosticta*, 87
Ploceini, 253, 269
Ploceus, 253
Plocamotrechus, 330
Plumatella, 124
Plutelluidæ, 191
Podacanthinæ, 139
Podagrionidæ, 207
Podocarpus, 271, 272
Pœcilocarda, 217
Pœcilochrus, 160
Pogonostoma, 147, 320, 371
cœruleum cœruleum, 341
— *cupripenne*, 341
cyanescens cyanescens, 147, 341
simile, 341
— — *simplex*, 341
— — *viridipenne*, 341
lævigatum, 371
septentrionale septentrionale, 347
septentrionale auripenne, 347
- *subtile subtile*, 344
hamulipennis, 344
— *violaceum fulgidipenne*, 347
- — *violaceum*, 347
Poissons, 78, 85, 96, 229, 244, 336, 416
Polistes, 111, 112, 202
Polybothris, 158, 294, 323, 349, 395
Polychètes, 107
Polyctenidæ, 111
Polygonaceæ, 199
Polygonum, 199
Polypédatides, 230
Polyplax, 216
Polyptéridés, 229
Polyptychus brevis, 311
delicatus, 311, 313
meander, 394
pauliani, 311
Polysphincta, 203
Polyspilota, 137
vœltzkowi, 385
Polyxenidæ, 127
Pompiloidea, 212
Pongatis, 286
Popa, 137
Porc, 215
Porotermes, 307
Potamochère, 284, 301, 307, 338
Potamochœrus larvatus, 215, 241, 338, 341
hova, 341
Potamogale, 266
Potamon, 127
Potergus filiformis, 161, 263
Pou, 361
Poupartia caffra, 39
Powellana, 291
Precis, 290, 407
clelia, 393
goudoti, 393
orythia madagascariensis, 256
radama, 255, 407
Prenolepis, 109
Presba, 270, 414
Primates, 113, 242
Prioninæ, 177, 252, 294
Prisopini, 139
Pristomutilla, 210
Proagoderus, 378
Procantires, 286
Proclytus, 203
Proctotrupides, 112
Prohapalemur, 303
Propapygidæ, 132
Prometanoeus, 286
Propithecini, 349
Propithecus, 216, 243, 416
diadema candidus, 347, 348
— *diadema*, 347, 348
— *edwardsi*, 347, 348
holomelas, 347, 348
- *perrieri*, 347, 348

Source : MNHN, Paris

Propithecus verreauxi coquereli, 345, 346
— — *coronatus*, 345, 346
— — *deckeni*, 345, 346
— *majori*, 345, 346
— — *verreauxi*, 345, 346, 356
verreauxoides, 303, 356
Propithèques, 113, 303, 325
Prosobranches, 322
Prosopistoma, 134
Prosopocœlus, 152, 393
Prosoplus, 178
Prospaltella berlesei, 298
Protætia, 156, 392, 410
Protaphes, 285
Protéacées, 271
Protéroglyphes, 234
Proterrhinidæ, 337, 399
Protistes, 111
Protonemourinæ, 267, 271
Protosialis, 187, 265, 268
Prototheoridæ, 270
Protozoaires, 111
Protoures, 80, 100, 131
Psammocharidæ, 212
Psammoniphargus, 104
Pselaphidæ, 91, 100, 105, 109, 151, 260, 275, 294, 413, 414
Psectrocoris, 228
Pseudacrea, 290
Pseudagrion, 135, 344
Pseudaletis, 291
Pseudargynnis, 290
Pseudathyma, 290
Pseuderesia, 291
Pseudhenoticus, 168
Pseudocastalia fryeri, 385
Pseudocistela, 174
Pseudoclanis grandidieri comorana, 394
Pseudococcus myrmecophilus, 110
Pseudocolotes inlateralis, 385
Pseudoconderis, 285
Pseudocossus, 267
Pseudohemisus, 231
Pseudoleosthenes, 139
Pseudolycus, 176, 269
Pseudomasoreus, 165, 166
Pseudoneptis, 290
Pseudonympha, 289
Pseudopallenis, 165
Pseudophyllinæ, 267
Pseudopontia, 288
Pseudopontiinæ, 288
Pseudorphnus, 338
Pseudorrhynchus hastifer, 142
Pseudoscorpions, 91, 97, 107, 128
Pseudosynchonnus, 285
Pseudosystoloderus, 376
Pseudozæna, 146
Psiadia, 199
altissima, 39, 115
Psocoptères, 110, 215
Psoques, 90
Psychidæ, 191
Psychopsidæ 189
Psychopsis, 189
Psylle, 220
Psylloidea, 220
Pterophoridæ, 191
Pteropus, 98, 242, 256, 275
aldabrensis, 257
comorensis, 257
- *livingstonii*, 257
hypomelanus, 257
lombocensis, 257
melanopogon, 257
niger, 257
rodricensis, 257
rufus, 257
seychellensis, 257
- *subniger*, 257
Pteroptyx, 285
Pterothysanidæ, 193
Ptilodactylidæ, 156
Ptinidæ, 162, 295, 399, 400
Ptinus, 162
Ptychochromis betsileanus, 334
Ptyelus, 200
Ptyelusimyia decaryi, 201
Puces, 113
Pulex irritans, 113, 200
Puliciphora, 110
Pulposipes herculeanus, 335
Pupa, 305
Pupipares, 111
Pulvinaria tromelini, 385
Pycnomerus, confertus, 172
Pygirhynchinæ, 139, 265
Pygomeles, 232
Pygora, 156
Pyrales, 109, 191
Pyralididæ, 191, 373

Source : MNHN, Paris

Pyralidoidea, 191
Pyrameis, 290
Pyrgotidæ, 196
Pyrophanes, 285
Pyrops, 336
madagascariensis, 336
Pyropterus, 285
Pyrrhocoridæ, 225
Pythides, 268
Pythons, 234, 367, 308

R

Rabyxis, 151
Radama pauliani, 109
Radamana, 217
Rallide, 353
Rana mascareniensis, 231
tigrina, 231, 298
Ranavala, 151
Ranides, 230, 257
Raphia, 36
Raphidæ, 11, 253
Rats, 419
Rattus rattus, 216, 240
Ravenala, 29, 36, 87, 88, 89, 141, 160, 406
Ravenalites, 86, 88
Ravenea, 37
Ravensara, 199
Rechodes, 172
Réduvides, 91, 98, 99, 224
Reduvioidea, 223
Reichenii, 102
Reichenbachella, 151
Re-Pauliana, 124
Reptiles, 78, 230, 246, 259, 336, 419
Restionaceæ, 271
Rhacophorus, 231
Rhagiosoma, 180
Rhagomicrus 161
Rhagovelia, 222
infernalis, 222
Rhaphidopalpa africana, 181
Rhembastus, 181
Rhinonyssidæ, 131
Rhipicephalus, 131
Rhipiceridæ, 195
Rhipiphoridæ, 176
Rhizodidæ, 145
Rhizodes, 145
— *canaliculatus*, 145
Rhizoplatys, 154
Rhodogastria aldabrensis, 385
Rhodoneura aldabrana, 386
Rhopalocères, 78, 292, 312,, 318, 319, 327, 338, 355, 397, 400, 419
Rhopalosomidæ, 210
Rhopobota physalodes, 385
Rhynchoclaviger crematogastris, 109
Rhynchodémidés, 125
Rhynchomyia anterotes, 107
Rhyparida, 181
Rhyparidula insularis, 386
Rhyssemorphus, 153
Rhyssemus, 107, 153
Rhyticephalini, 184
Ricanidæ, 219
Ricinulei, 284
Rigema ornata, 119
Rodolia cardinalis, 298
chermesina, 170
fumida, 170
Rœselia convexalis griveaudalis, 356
Rongeurs, 113, 114, 240, 307
Ropalidia, 213
— *fraterna*, 213
macæensis, 213
Ropica sechellarum, 256
signata, 256
Rothia, 192
Rotifères, 85, 124
Rubus, 39
Rutelinæ, 154
Ryparus, 153, 260

S

Sagra, 180
Sagrinæ, 180, 267, 271
Salamis, 290
Saldidæ, 86, 92, 107, 223
Salduncula, 107
Salix babylonica, 115
Salmo fario, 298
irideus, 298
Salpidema, 175
Salpingidæ, 175
Salsolacees, 38
Salticidæ, 129
Salvinia, 40
Samanga, 286
Saphobius, 377
Sapindaceæ, 199

Source : MNHN, Paris

Sapotacées, 258
Saprinus, 149
Saprosites, 153
Sarcidiornis mauritianus, 257
Sarcophagidæ, 198
Sarcoptiformes, 131
Saribia, 291
tepahi, 193
Sarmilaia, 228
Sarothura watersi, 312
Saturnide, 328
Satyridæ, 121, 194, 289, 319, 419
Satyrinæ, 289
Sauterelles, 112
Saxicola, 331
torquata, 331
isaratananæ, 331
Scaphidiidæ, 150
Scaphidiolum, 150
Scaphidium, 150
Scaphipaussus, 146
Scaphosoma, 150
Scarabæidæ 92, 152, 210, 246, 288, 337, 338, 377, 389, 397
Scarabæinæ, 152
Scarabæini, 117, 118, 269, 315
Scarabeus radama, 311, 315, 323, 336
Scardamia percitraria, 386
Scarelus, 286
Scaritidæ, 147, 335
Sceliphron, 264
bengalense, 264, 292
Scelotes, 85, 232
Scepsidinæ, 196
Schausia, 192
Schemia castaneipennis, 107
Schizomus, 130
Schreckensteiniidæ, 191
Sciaridæ, 197
Scincidæ, 232
Scincus bojeri, 416, 417
telfairi, 416
Sciocoris pauliani, 385
Sciomyzidæ, 197
Sciuridæ, 284
Sclerogibba madegassa, 209
Sclerogibbidæ, 209
Scolia, 210
hyalinata, 256, 391
Scoliidæ, 209
Scolioidea, 209
Scolytides, 102, 108
Scolytoplatypus, 115, 116
Scottia chagænsis, 385
Scorpion, 97, 99, 128
Scraptia, 175
Scraptiidæ 175
Scydmænidæ, 91, 100, 150
Scydmænus, 150
pauliani, 385
Scymnus constrictus, 170
oblongosignatus, 170
plutonus, 170
Scytha aldabrana, 386
Scythridæ, 191
Selenopidæ, 129
Semiclaviger sikorai, 109
Semidalis, 188, 331
Sericini, 154
Serpents, 233, 284, 307, 417
Serphoidea, 207
Serropalpides, 268, 270
Serropalpus 175, 268
Sesamia, 298
Sessinia, 176
Setaphora pilosa, 387
suarezi, 387
Setaria, 99
Sheffieldia, 291
Shoguna, 168
Sicardianus, 170
Sicariidæ, 129
Silicicula, 267
Silidius, 161
Silis, 161
Silpha, 150
— *metalescens*, 150
Silphidæ, 150
Silphosoma, 150
Silurides, 230
Simulides, 85
Simodera acutifolia, 142
Singes, 242, 264
Sinoxylon cornigerum, 163
Siphonella pauliani, 112
Siphunculata, 215, 216
Sipyloidea sipylus, 139, 299
Siréniens, 241
Sisyphus, 284, 307
Sitobion, 221
Sittidæ, 265
Smerina, 290, 338
Smithia, 289
Solanum auriculatum 29
Solenocyclinæ, 152

Source : MNHN, Paris

Solenodon, 240
Solénoglyphes, 234
Solifuges, 284, 307
Solitaire, 257
Sorgho, 301, 318
Sostea, 157
Spalgis, 292
Spanioza erythreæ, 220
Sparassidæ, 129
Sphæricus, 162
Sphæriestes, 175, 268
Sphæriidæ, 148
Sphærium, 229
Sphærius, 148
Sphærocanthon, 377
myops, 98, 99
Sphæroceridæ, 197
Sphærothériides, 127
Sphecidæ, 292, 407
Sphecoidea, 213
Spherillo parvus, 387
Sphex, 214, 374
Sphindidæ, 168
Sphindus madecassus, 168
Sphingidæ, 192, 193
Spilarctia luteoradians, 312, 330
Spilosmylus, 188, 189
Spindasis, 292
Spongiaires, 124
Spongillides, 124
Sponsor, 159, 246, 251
pilosellus, 385
rodriganus, 415
Sporozoaires, 123
Squamodontus, 166
Stachytarphæta, 35, 361
indica, 361
Stadenus, 270, 285
Stathmopoda clarkei, 112
biclavis, 386
Staphylinidæ, 79, 91, 92, 100, 105 à 107, 109, 110, 150, 151, 258 330, 357, 362, 399, 402, 410, 420
Stenactyla, 156
Stenares madagascariensis, 189
Stenichnus, 150
Stenocylidrus, 165
Stenomacrus, 205
Stenomutilla, 210
Stenoprocris, 191
Sténorrhynques, 399, 402
Stenosini, 173
Stenotaphrum, 35
Stenotarsus, 171
Stenozygum, 173
aldabranum, 385
— *insulare*, 384
Stephanidæ, 207
Stercorarius parasiticus, 413
Sterna, 237
Sternotomis, 262, 393, 395
Stichopogon, 400
reginaldi, 385
Stictoleis coryphæa, 170
Stigmatrachelus, 185
Stolotermes, 307
Storthodontus coquereli coquereli, 344
— — *amplipennis*, 344
— — *camuseti*, 344
— — *meloui*, 344
Stratiomyidæ, 91, 197, 299
Streblidæ, 111
Strepsiptères, 80, 112, 187
Streptocephalus, 125
Striqocoris, 218
Stromatium barbatum, 179, 408
fulvus, 406
Strongylini, 173
Strophicus, 286
Struthionidæ, 307
Stugeta, 292
Styloniscus, 272
spinosus, 272
Subdihammatus, 286
Suphalomitus, 189
Syagrus, 181
Sybra, 178
Symphiles, 80, 100, 107, 127, 128
Symphylurinus, 132
Symphytes, 337
Synarmostes, 152
Syncarides, 80, 104, 127
Synchlæ, 289
Syncordulia, 270
Syngamia, 373
Synopsyllus fonquiernii, 113, 200
Syntherata leporina, 328
Synxenidæ, 127
Syrites, 205
Syrphidæ, 80, 90, 91, 197, 198
Systelloderes, 224, 267
Systelloderini, 224

Source : MNHN, Paris

T

Tabanidæ, 197, 272, 277, 374
Tabula, 89, 160
— *depressissima*, 88
Tachardina, 110
Tachinaire, 112
Tachinidæ, 112, 196, 197, 298
Tachysphex, 214
Tagiades insularis grandis, 395
— — *mayotta*, 395
— *samborana rana*, 395
Talayra, 270
Talitrus pacificus, 126
Tanaidacées, 93
Tanichtys albonubes, 298
Taphes, 285
Tapia, 37, 325
Tarachomantis, 137
Tartaride, 97, 298
Tchitrea mutata mutata, 238
Teleonomeia scrupulosa, 298
Telephanus, 168
Telesimus, 277
Telipna, 291
Telmatobioidea, 223
Telmatoscopus fryeri, 386
Telomantis, 137, 260
Temnaspis, 180
Temnora fumosa peckoveri, 394
- *leighi*, 394
marginata comorana, 394
pseudopylas latimargo, 394
Tenebrionidæ, 100, 107, 109, 127, 268, 327, 363
Tenrecobia, 113
Tenthrède, 360
Tenthredinidæ, 201
Tentyriini, 173
Teracolina, 289
Teracolus, 289
Teratoneura, 291
Terias, 289
Teriomima, 291
Terminalia, 35, 114
Termitana perrieri, 107
Termites, 107, 111, 123, 308, 357, 384, 408
Termitochara kraatzi, 107
Termitotroginæ, 107
Termitoxenidæ, 196
Terpsiphone, 253
Testudo, 231
Testudo yniphora, 231
Tetragnathidæ, 129
Tetrigidæ, 143, 374, 377
Tettigella, 219
Tettigometridæ, 220
Tettigoniidæ, 141
Tettigoxenos, 187
Thalassopora, 107, 277
Thalparus hova, 145
Thamnornis chloropetoides, 311, 316
Thamnurgus interpunctatus, 115
Thaumaglossa, 102
pauliani, 111
Thaumastocoridæ, 225
Thaumastoptera aldabrensis, 386
Thaumatodryinus, 209
Thaumatopæidæ, 192
Thaumatoxeniidæ, 196
Thea octopunctata, 170
Thécamœbiens, 85
Theganopteryx, 136
Themarictera flaveolata, 196
Theocerus crenulatus, 109
Theretra orpheus intensa, 395
Therevidæ, 197
Theridiidæ, 189
Therius, 156
Thomisidæ, 129
Threskiornis æthiopica, 390
Thrombidiiformes, 131
Thyllis, 160, 432
Throscidæ, 307
Thymochares, 376
Thyridiidæ, 191
Thyridosmylus, 189
Thysanoptères, 229
Thysanoures, 132, 267, 268
Tilapia, 298
macrochir, 298
melanopleura, 298
mosambica, 298
nigra, 298
nilotica, 298
zillii 298
Tillus notatus, 109
Timarcha, 371
Timulla, 210
Tineidæ, 190
Tineoidea, 90, 190
Tingides, 115, 415
Tingitidæ, 229, 298
Tingitoidea, 229

Source : MNHN, Paris

Tiphia, 210
Tiphiidæ, 210
Tipulidæ, 79, 197, 198, 255, 260, 267, 331, 372
Tisma, 137, 265
Tisserins, 110, 253
Tophoderes, 183
Torrenticola, 131
Tortricoidea, 109, 191
Tortues, 85, 303, 305
Tournefortia, 384
argentea, 248
Tourterelle, 302
Toxophyllus, 154
bouvieri, 154
Toxorhynchites, 405
Trachyostus, 186
Trachypogon, 199
Trachys, 157
Trématodes, 111
Triacumontia, 130
Triænobuninæ, 130, 266
Triænonychidæ, 130
Triænonychinæ, 130
Triænophorus crassus, 352
Triænops, 98
Trichalus, 286
Trichiolaus, 292
Trichispa sericea, 182
Trichoniscides, 272
Trichophilopterus babakotophilus, 149
Trichoptères, 85, 86, 88, 190, 268, 402
Trichoptérygiens, 91
Trichopterygidæ, 149
Trichorrhina minutissima, 387
Tridactylidæ, 143
Tridactyloidea, 143
Trienopa, 219
flavida, 219
Trifila, 199
Trigonalidæ, 206, 207
Trigonogenius, 162
Trigonuncus, 373
Tringa, 413
ochropus, 413
Triodontus, 153, 338
Trionychus, 393
Triplax, 169, 288
Trochalus, 155
Trochoideus, 109, 171
desjardinsi, 171
Trochoideus oberthuri, 109
Trogidæ, 152
Trogositidæ, 163
Tropibasis, 183
Tropicis, 256
Tropidophora, 322
— *aspera*, 323
cuvieriana, 323
deshayesiana, 323
moulinsii, 326
semidecussata volvuloides, 326
Tropocyclops prasinus, 125
Trox, 152
Truites, 414
Trypetidæ, 115, 116, 196, 198
Trypetini, 270
Tryphoninæ, 204
Trypoxylon, 214
Tsimanaspis euphorbiæ, 114
Tsimbazaspis, 114
Tuerta, 192
Tumerepes, 291
Tunga penetrans, 200, 299
Tylana, 264
Tylidæ, 197
Tylococcus ambatoloanæ, 110
ambrensis, 110
madagascariensis, 110
— *tsinjoarivæ*, 110
Typhleotris, 96
pauliani, 96
Typhloblattodes, 137
madecassus, 98
Typhlobrixia, 98
namorokensis, 98
Typhlopatsa, 96, 127
Typhlopidæ, 234
Typhlops, 234
brahminus, 233
Typhonodorum, 36, 40, 86, 87, 142
Tyrina, 413

U

Uapaca thouarsii, 37
Ujna, 216
Uloboridæ, 129
Ulocerini, 184
Unio, 229
Upupa epops, 265
Uranidæ, 191
Uranolænia, 89, 90
belkini, 90

Source : MNHN, Paris

Uranotænia bosseri, 90
Uratelornis, 311
Urena lobata, 115
Urodèles, 231
Uroplatinæ, 336
Uroplectes fisheri, 128
Uropyges, 80, 130
Usingeria, 228
Usnea, 36

V

Valginæ, 155
Valgoides, 155
Valleriola strigipes, 223
Vanessinæ, 290
Vanessula, 290
Vanga curvirostris, 236, 345
Vangidæ, 235, 236, 239, 336
Velidæ, 223
Vellozia, 36
Verbenaceæ, 199
Vernonia, 199
Vespides, 374
Vespoidea, 213
Vesta 285
Villiersium, 170
Vincenzellus, 175, 268
Vituratella, 150
Viverricula rasse, 242, 297

W

Wormaldia, 190, 268, 270

X

Xamerpus, 166, 287
Xantholiniens, 100
Xanthopan morgani morgani, 394
Xanthophenax, 203
Xanthopimpla stemmator, 298
Xenobryaxis pauliani, 109
Xenopirostris polleni, 325
Xenopsylla, 113
Xenus, 413
Xerantherix, 139
Xestocephalus, 217
Xiphispa, 182
Xiphophorus helleri, 298
Xyleborus, 186
Xyleborus diversipennis, 115
Xylinades, 184
Xylobanellus, 286
Xylobanoides, 286
Xylobanus, 286
voeltzkowi, 161
Xylocope, 374
Xylographus, 171
Xylopertha pica, 163
Xylopsocus capucinus, 163
Xylorycidæ, 191
Xystrocera globosa, 179

Y

Yphthima, 289

Z

Zabriola, 176
Zaglyptus, 203
Zanna, 216
Zébu, 216, 361
Zeritis, 292
Zodariidæ, 129
Zonabris, 259
Zonitis, 176
Zoniloides arboreus, 229
Zonosaurus, 232
Zoraptères, 80, 138
Zoropsidæ, 129
Zorotypus, 138
Zosterops, 352, 358, 359, 393, 397
aldabrensis, 358, 395
anjouanensis, 358, 359
borbonica, 358
comorensis, 358, 359
curvirostris, 358
gloriosæ, 358
hæsitata, 358
kirki, 358, 359
maderaspatanus, 358, 359
mauritiana, 358
mayottensis, 358, 359
— *modesta*, 358, 359
- *mouroniensis*, 358
- *semiflava*, 358, 359
— *senegalensis*, 359
— *voeltzkowi*, 358
Zygænoidea, 191
Zygænidæ, 191, 307
Zygoptères, 135, 292

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABETIQUE DES AUTEURS CITES

Alluaud, 79
Andrews, 407
Angel, 311
Archbold, 235
Arnold, 214, 407
Arnoult, 230
Aubréville, 34
Bader, 131
Badonnel, 215
Balogh, 82
Barnard, 126
Barnes, 116, 199, 361
Basilewsky, 101, 269
Bastard, 78
Bates, 244
Battistini, 67, 72, 74, 75, 388
Beauchamp, de, 125
Benoit, 208
Benson, 275, 340, 358, 365, 368
Bequaert, 213
Berland, 202, 205, 406
Berlioz, 235, 239, 257, 266, 275
Bernard, 73, 372
Bernardi, 353
Bertin, 229
Berzins, 124
Bertrand, 85, 86, 156, 180
Besairie, 69, 93
Besuchet, 150
Bogorov, 427
Boiteau, 55
Bonadona, 177
Boquel, 103
Borradaile, 278
Boulanger, 72
Boulenger, 277
Bourcart, 65, 70, 428
Brehm, 125
Brenière, 297, 298
Breuning, 178
Bruun, 416
Buchli, 138
Cachan, 138, 227
Caresche, 297, 298
Carié, 299, 406
Carvalho, 225
Cattala, 78
Cauche, 77
Cayeux, de, 18, 425
Cei, 429
Chabaud, 266
Chapin, 327
Chappuis, 82
Clay, 215
Clouet, 118
Cockerell, 13
Coiffait, 82, 99, 100
Collignon, 68
Commerson, 434
Condé, 255
Coquerel, 78
Croizat, 13, 423, 425, 429, 430, 431, 433
Crowson, 145, 160, 166, 169, 175, 177
Cuvier, 425
Dahl, 13, 15, 83, 433
Decary, 96, 98, 99
Decorse, 78
Defos du Rau, 388
Delacour, 235, 397
Delamare, 91, 99, 104
Deschamps, 83
Descoings, 309
Dewailly, 155
Dixey, 69
Dommergues, 102
Dorst, 266, 275
Drake, 229
Dranamraju, 367
Dupetit Thouars, 297
Durand, 407
Eichler, 215
Ellerman, 240
Elton, 103, 355, 368
Emerson, 138, 215, 354
Erhart, 101
Evans, 356
Ewing, 215
Fage, 128

Source : MNHN, Paris

Feldman, 17
Fennah, 400
Ferris, 216
Fischer Piette, 311, 322, 332
Flacourt, 77, 303
Fletcher, 403, 407
Fleutiaux, 160
Fontaine, 134
Forsyth Major, 78
Franz, 103
Frappa, 297
Fraser, 135, 187
Frey, 78
Fryer, 254, 390
Furon, 425, 426
Gardiner, 12, 13, 14, 390
Garneray, 11
Genevey, 353
Germain, 434
Géze, 329
Ghesquière, 191
Giordani Soika, 213
Goldstein, 16
Good, 358, 421
Goodhart, 352
Goudeau, 68
Goudot, 77, 79
Grandidier, A., 78, 301, 304
Grandidier, G., 78, 303
Granger, 205
Gretillat, 215
Griveaud, 82, 345, 358, 365
Grjebine, 88
Gunther, 374, 376
Gyrisco, 356
Hachisuka, 257
Haldane, 372
Hamon, 406
Haupt, 271
Hering, 191
Hesse, 15, 433
Hibon, 301
Hildebrandt, 78
Hill, 242, 345, 346, 350, 378
Hillenius, 351
Hofstetter, 234
Holdgate, 400
Hoogstraal, 131
Huard, 407
Humbert, 35, 40, 309, 325, 328, 332, 340
Huxley, 357, 371, 389
Irwin, 368
Jarrige, 330
Jeannel, 13, 39, 99, 101, 146, 147, 166, 259, 332, 349, 359, 370, 408, 413, 414, 422, 426, 427, 430, 434
Jolcaud, 434
Kaufman, 103
Killerich, 413
Kingsolver, 265
Kiriokoff, 17
Kleine, 184
Klug, 79
Koch, 364
Kontakanen, 365
Koppen, 46
Krumbiegel, 383
Kueschel, 400
Laborde, 298
La Greca, 280, 383, 384, 396, 397
Lamb, 74
Lamberton, 78
Lameere, 177
Lavauden, 235, 301
Lawrence, 100
Leakey, 370
Lebrun, 428
Legendre, 298
Leleup, 101, 269
Lesne, 163, 409
Letouzey, 31
Levi Strauss, 16
Levyns, 270
Lindbergh, 125
Lindroth, 409
Lundblad, 131
Machatschke, 154
Mamet, 11
Martonne, de, 46
Mathey, 233, 351, 354
Matthews, 13, 365, 387, 430
Mayr, 352, 365, 366, 367
Meillon, B. de, 200
Melou, 320
Meyrick, 260
Milankovitch, 73
Millot, 13, 14, 96, 98, 107, 129, 271, 280, 367, 395, 425, 430, 432, 434
Milne Edwards, 301
Milon, 235, 301
Mocquard, 231
Monod, 259, 260
Moreau, 253, 352, 358
Morgan, 17
Moureaux, 31, 119, 333

Source : MNHN, Paris

Navas, 187, 188
Newton, 352
Niering, 383, 384, 387, 397
Obenberger, 157
Oberthur, 319
Oldroyd, 272, 273
Olivier, 79
Olsoufieff, 78
Orbigny, d', 425
Oudemans, 11
Pasteur, 121
Paulian, 13, 82, 85, 91, 99, 112, 116, 119, 137, 151, 329
Paulian de Félice, 116
Perrier de la Bathie, 34, 37, 38, 39, 40, 78, 105, 261, 309, 328, 332, 340, 432
Petit, 78
Peyerimhoff, de, 16, 275, 280, 281, 396, 404, 434
Philip, 104
Pic, 177
Poisson, 223, 427
Portevin, 150
Prenant, 15
Prescott, 48
Racovitza, 367
Ramsbottom, 17
Rand, 235, 259, 264, 265, 299, 302, 309, 310, 314, 316, 342
Ravet, 42
Rehn, 376
Remy, 255
Rensch, 339, 352
Reymond, 430
Reynolds, 369
Riquier, 31, 48
Roche, 72
Ross, E.S., 143
Ross, H.H., 265, 426
Sacchi, 281, 355, 383, 384, 396, 397
Saint Ours, de, 97
Salomonsen, 237
Schilder, 12
Scott, 11, 12, 388, 401
Seevers, 357
Séguy, 195, 215
Seitz, 288
Seyrig, 78, 202, 205, 207, 213, 299, 330, 331, 407
Sganzin, 77
Sicard, 78, 320
Sikora, 78
Simpson, 13, 430
Smithers, 215
Starmühlner, 85
Straka, 72
Streseman, 275
Stuckenberg, 195, 200, 215, 260
Summerhayes, 401
Takahashi, 220
Tardieu Blot, 328
Théry, 137
Thienemann, 355
Thorpe, 366
Trouessart, 434
Tschitschérine, 78
Vadon, 78, 82, 101, 102, 265, 301
Vaillant, 355
Vandel, 13, 272, 354
Vaughan, 415
Vavilov, 17
Verreaux, 299
Viette, 82, 360
Vinson, 78, 358, 366, 407, 416
Voeltzkow, 78
Walter, 131
Waterston, 215
Wegener, 423
Wheeler, 212
White, 368
Wiehe, 258, 405, 415
Williams, 282, 293
Wiseman, 428
Wolfrum, 183
Wright, 352, 353
Zeuner, 74
Zimmermann, 357, 360, 413, 415

Source : MNHN, Paris

INDEX DES CARTES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

Fig. 1. — Coupe transversale E-O de Madagascar dans sa région centrale.

Fig. 2. — Variations annuelles de la température de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 3. — Variations annuelles de la température de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin. En hachures, période pendant laquelle la rizière est à sec.

Fig. 4. — Variations annuelles de la conductivité de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 5. — Variations annuelles de la conductivité de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 6. — Variations annuelles du pH de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 7. — Variations annuelles du pH de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 8. — Variations annuelles du pH de l'eau d'une rizière irriguée par l'Anony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 9. — Variations annuelles de l'oxygène dissous de l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 10. — Variations annuelles de l'oxygène dissous d'une rizière irriguée par l'eau de la Sisaony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 11. — Variations annuelles de l'oxygène dissous d'une rizière irriguée par l'eau de l'Anony, à Tananarive, à 9 heures du matin.

Fig. 12. — Variations annuelles de la teneur en matières organiques de l'eau de la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 13. — Variations annuelles de la teneur en matières organiques de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 14. — Variations annuelles de la teneur en N nitrique de l'eau de la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 15. — Variations annuelles de la teneur en N nitrique de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 16. — Variations annuelles de la teneur en N nitreux de l'eau de la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 17. — Variations annuelles de la teneur en N nitreux de l'eau d'une rizière irriguée par la Sisaony, à Tananarive.

Fig. 18. — Carte des sols de Madagascar, d'après J. Riquier.

Fig. 19. — Isohyètes à Madagascar, d'après J. Ravet

Source : MNHN, Paris

Fig. 20. — Deficit en eau et mois secs Prescott, d'après J. Riquier.
Fig. 21. — Evapotranspiration réelle Prescott, d'après J. Riquier.
Fig. 22. — Evapotranspiration potentielle Prescott, d'après J. Riquier.
Fig. 23. — Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur la côte Est, d'après J. Riquier.
Fig. 24. — Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur les plateaux, d'après J. Riquier.
Fig. 25. — Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur l'Ouest, d'après J. Riquier.
Fig. 26. — Bilan hydrique dans la notation Prescott, sur le Sud, d'après J. Riquier.
Fig. 27. — Climogramme pluviothermique de la côte Est.
Fig. 28. — Climogramme pluviothermique du Nord.
Fig. 29. — Climogramme pluviothermique du Sambirano (températures maximums).
Fig. 30. — Climogramme pluviothermique du Sambirano (températures moyennes)
Fig. 31. — Climogramme pluviothermique de l'Ouest.
Fig. 32. — Climogramme pluviothermique du Sud.
Fig. 33. — Climogramme pluviothermique du Centre.
Fig. 34. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en décembre-février.
Fig. 35. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en mars-mai
Fig. 36. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en juin-août
Fig. 37. — Carte des vents et de la salinité de l'océan Indien en septembre-novembre. (Pour ces quatre cartes nous avons emprunté les tracés de la Percy Sladen Trust Expedition.)
Fig. 38. — Tracés des cyclones affectant Madagascar. — tracés habituels; ...tracés exceptionnels. D'après Duvergé.
Fig. 39. — Tracé, sur la carte bathymétrique du Prince de Monaco des contours de Madagascar, de l'Afrique Orientale et des îles annexes, pour une régression de 1.000 mètres.
Fig. 40. — *Tabula depressissima* Fleut., Elateride vivant à l'aisselle des feuilles de *Ravenala*. Noter l'aplatissement du corps en vue latérale.
Fig. 41. — Nymphe de *Ficalbia* (*Ravenalites*) *levicastilloi* Grjebine, à longs cornets respiratoires.
Fig. 42. — *Gromphadorrhina lævigata* Sauss. et Zehntn.
Fig. 43. — Carte de distribution des *Nepenthes* (le genre est également connu de Nouvelle-Calédonie).
Fig. 44. — Carte des formations calcaires à cavités, de Madagascar, d'après J. de Saint-Ours.
Fig. 45. — *Typhleotris pauliani* Arnoult, d'après Arnoult.
Fig. 46. — Un Emésine cavernicole de l'Antsingy.
Fig. 47. — Un *Anchomenini* des mousses épiphytes du Tsaratanàna (*Acidoteles renoudianus* Jeannel).
Fig. 48. — *Enneapaussus howa* Dohrn.
Fig. 49. — *Anacamptomyia* parasite de *Polistes* malgache.

Source : MNHN, Paris

Fig. 50. — Variations annuelles comparées, en 1949, de la faune (captures au piège lumineux) à Tananarive (+ + + +), et du coefficient de Meyer (...).
Fig. 51. Variations annuelles, 1949, des captures de *Parasa valida* Butlr.
Fig. 52 Variations annuelles 1949, des captures de *Rigema ornata* Wlk.
Fig. 53 Cycle de *Boroceras madagascariensis* subsp. *cajani* Vinson.
Fig. 54 Variations annuelles, 1949, des captures de *Chionæma amatura* Wlkr
Fig. 55. *Heteropapyx pauliani* Pagès.
Fig. 56 Larve d'*Euthyplocia* Eaton.
Fig. 57 *Eustegasta amœna* Sauss (Blattodea).
Fig. 58 *Galepsus andriai* Paul. (Mantodea).
Fig. 59. *Achrioptera fallax* Redt. (Phasmatodea).
Fig. 60. - *Hexacentrus citrosceloides* Karny (Orthoptère).
Fig. 61. *Odontopus zonatus* Brongn. (Orthoptère).
Fig. 62. *Simodera aculifolia* Br. (Orthoptère)
Fig. 63. *Pseudorhynchus hastifer* Sch. (Orthoptère).
Fig. 64. *Geloius finoti* Bol. (Orthoptère).
Fig 65 *Emboros diversus* Hincks (Dermaptère)
Fig. 66 *Chelisoches chopardi* Hincks (Dermaptère).
Fig 67. - *Rhizodes canaliculatus* Fairm. (Coléoptère).
Fig. 68. *Peridexia fulvipes* Dej. (Cicindelidæ).
Fig 69. *Toxophyllus bouvieri* Fairm. (*Dynastidæ*).
Fig. 70 *Madachaulodes torrentialis* Paulian (Mégaloptère).
Fig. 71 *Palpares wæltzkowii* v. d. Weele (Névroptère).
Fig 72. *Stenares madagascariensis* v. d. Weele (Nevroptère)
Fig 73 *Themarictera flaveolata* F. (*Trypetidæ*).
Fig 74 *Dimacrocolus pauliani* Schlinger (*Acroceridæ*).
Fig. 75 *Mimegral'a* sp. (*Micropezidæ*).
Fig. 76. *Diopsis apollo* Brun. (*Diopsidæ*)
Fig. 77. *Athetocephus madecassus* Benson (Symphyte).
Fig. 78. *Hemipimpla pulchripennis* Sauss., parasite de *Polistes*.
Fig. 79. *Orthogonalos gigantea* Benoît (*Trigonalidæ*).
Fig. 80. *Hedychridium seyrigi* Zimm. (*Chrysididæ*).
Fig. 81. *Sclerogibba madegassa* Benoît.
Fig. 82 Nid cartonné de *Camponotus* arboricole (*Formicidæ*).
Fig. 83 *Hæmatopinus palpebræ* Grétillat, d'après Grétillat.
Fig. 84. *Belbina* sp. (*Fulgoridæ*).
Fig 85. *Pantoleistes grandis* Distant (*Reduviidæ*).
Fig. 86 *Plataspis* Hope sur leur oothèque.
Fig. 87 *Bedotia geayi* Pellegr.
Fig 88. Distribution de *Typhlops brahminus* (Daudin).
Fig. 89. *Artamella viridis annæ* (Stejneger) (*Vangidæ*) (d'après Grandidier).
Fig 90 *Vanga curvirostris curvirostris* (Linné) (*Vangidæ*) (d'après Grandidier).
Fig. 91. *Philepitta castanea* (Muller) (d'après Grandidier).
Fig. 92. *Tchitrea mutata mutata* (Linné) (d'après Grandidier).
Fig. 93 *Neomixis striagula striagula* Sharpe (d'après Grandidier).
Fig. 94. *Cryptoprocta ferox* Bennett.

Source : MNHN, Paris

Fig. 95. — Distribution du genre *Cratopus* Schœnh.
Fig. 96. — Les îles du Nord-Ouest de Madagascar, d'après SCOTT.
Fig. 97. — Les îles du Nord-Est de Madagascar.
Fig. 98. — Distribution des *Podocarpus* d'après STADT in WALTER. Les + + + marquent les sites fossiles du genre.
Fig. 99. — Distribution des *Ægophagamyia* Austen (adapté d'OLDROYD). F. *flava;* A. *austeni;* P. *pungens;* R. *remota.*
Fig. 100. — Distribution d'*Otus rutilus* Pucheran.
Fig. 101. — Distribution des genres *Laius* Guér. Mén. (...) (les formes continentales n'ont pas été reprises sur la carte) et *Diphyrrhynchus* Fairm. (+ + +).
Fig. 102. — Distribution des formes d'*Ablepharus boutonii* Desj.
Fig. 103. — *Coua delalandei* Temm. (d'après GRANDIDIER).
Fig. 104. — Distribution de *Nelicurvius nelicourvi* Scop. (d'après RAND).
Fig. 105. — Distribution de *Polyptychus delicatus* Jordan
Fig. 106. — Distribution de *Coua coquereli* Grand. (d'après RAND).
Fig. 107. — Distribution des *Scarabæini.* + + + *Scarabæus radama* Fairm.; ...*Neomnematium sevoistra* A L.; xxx *Madateuchus viettei* Paulian.
Fig. 108. — Distribution de *Thamnornis chloropetoides* (Grand.) (d'après RAND).
Fig. 109. — Distribution du genre *Agonorites* Jeann
Fig. 110. — *Hexodon montandoni* Fairm.
Fig. 111. — Distribution des *Ctenosta* Motsch. — .. *C. senegalensis* Dej.; ooo *C. bastardi* All.; + + + *C. grandidieri* Maindr.
Fig. 112. — *Pogonostoma cœruleum* Cast.
Fig. 113. — Vicariance géographique de trois espèces de *Coua* Schinz. : A. *cœrulea* L.; B. *cristata* L.; C. *verreauxi* Grand. (d'après RAND).
Fig. 114. — Vicariance géographique des formes de *Propithecus verreauxi* A. Grand. (d'après HILL).
Fig. 115. — Vicariance géographique des formes de *Propithecus diadema* Bennett (d'après HILL).
Fig. 116. — Vicariance géographique des formes de *Lemur fulvus* E. Geoff'r. (d'après HILL). Notons qu'en réalité les aires des diverses formes des trois espèces de Lémuriens dont nous donnons ici les cartes sont bien moins jointives que celles-ci ne le feraient supposer. HILL a étendu les aires des diverses formes bien au-delà de leurs limites naturelles actuelles.
Fig. 117. — *Brancsikia freyi* Saussure et Zehntner, ♀ et larve.
Fig. 118. — Distribution d'*Oryctes gigas* F.
Fig. 119. — Distribution d'*Oryctes boas* Ol.
Fig. 120. — Principales directions des migrations d'Oiseaux interessant Madagascar.
Fig. 121. — Schéma de l'origine de la faune malgache : en traits pleins les mouvements empruntant la voie de terre; en traits interrompus les transports passifs.
Fig. 122. — Schéma de l'evolution et de la constitution de la faune malgache.

Source : MNHN, Paris

CARTES HORS TEXTE

1. — Carte géologique de Madagascar, d'après H. Besairie.
2. — Carte des formations forestières de Madagascar, d'après le Service des Eaux et Forêts.
3. — Carte de la végétation, d'après H. Humbert.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

Planche I. — *Crocodilus niloticus* (cliché Pitot de la Beaujardière)

Planche II. — Erosion en *lavaka* sur les Hauts-Plateaux, en zone de prairie. (Clichés Service Géologique de Madagascar).

Planche III. — *a.* Forêt digitée sur les Hauts-Plateaux;
b Rizières et cultures sèches en zone de Hauts-Plateaux.
(Clichés Service Géologique de Madagascar);

Planche IV. — *a.* Cuvette lacustre sur les Hauts-Plateaux;
b. Un rapide sur une rivière des Hauts-Plateaux.
(Clichés Service Géologique de Madagascar);

Planche V. — *a.* Gorge de rivière et forêt sur la falaise orientale.
(Cliché Service Géologique de Madagascar);
b. Cuvette de l'Andringitra, végétation éricoïde et granits érodés à 2.500 mètres.
(Cliché R.P.)

Planche VI. — *a.* Rizières enclavées dans la forêt, falaise orientale;
b. Forêt et Ravenales atteignant la mer près d'Antanambe côte Est
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche VII. — *a.* Cascade et pieds isolés de Tapias sur les Hauts-Plateaux;
b. Dernier stade de dégradation de la prairie à *Aristida* (après incendie) sur les Hauts-Plateaux
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche VIII. — *a.* Termitières de *Coarctotermes clepsydra* sur les Plateaux au sud d'Ambalavao;
b. Savane à Bôniers sur les Pentes Occidentales.
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche IX. — *a.* Calcaires karstiques de l'Ouest;
b. Brousse à Baobabs.
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche X. — *a.* Point d'eau temporaire dans le bush du Sud,
b. Forêt à *Alluaudia*.
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche XI *a.* Sous-bois de plavisilva sur la falaise orientale;
b. Forêt decidufoliée de l'Ouest
(Clichés Service Géologique de Madagascar.)

Planche XII Chutes de la Namorona sur la falaise orientale.
(Cliché Service Général de l'Information de Madagascar.)

Source : MNHN, Paris

Planche XIII. — *Propithecus verreauxi.* (Cliché Loomis Dean de Life Life Magazine, copyright Time Inc., 1958.)

Planche XIV. Famille de *Lemur catta.* (Cliché Loomis Dean de Life Magazine, copyright Time Inc., 1958.)

Planche XV. — *a.* Une salle de la grotte d'Andranoboka près Majunga. (Cliché Service Géologique de Madagascar);
b. Ile Europa : coraux surélevés et forêt d'*Euphorbia.* (Cliché Service Général de l'Information de Madagascar.)

Planche XVI. — Ile Tromelin : *a.* Frégates sur *Tournefortia* sur la bordure est de l'Ile;
b. Fous et petits *Tournefortia* au centre de l'Ile. (Clichés R.P.)

Planche XVII. — Ile Maurice : *a.* Selle du Pouce, bordure de la forêt, tuée par le vent;
b. Gorges de la Rivière Noire, forêt. (Clichés R.P.)

Planche XVIII. — Ile Rodriguez : *a.* Bois d'Olive couchés par le vent sur la Plaine Corail,
b. *Pandanus* et point d'eau sur la Plaine Corail. (Clichés R.P.)

Planche XIX. — *a.* Ile Rodriguez, Mont Limon, à végétation forestière d'*Eugenia;*
b. Ile de la Réunion, un «rempart» couvert de forêt. (Clichés R.P.)

Planche XX. — Ile de la Réunion : *a.* Forêt de la Plaine des Palmistes;
b. Reliefs volcaniques érodés à Hellbourg. (Clichés R.P.)

Planche XXI. — Ile Maurice, sous-bois, forêt Macabé, montrant les racines traçantes des arbres. (Cliché R. VAUGHAN.)

Planche XXII. — Formes de *Charaxes zoolina betsimisaraka.*

Planche XXIII. Formes de coloration (dessous) de *Charaxes zoolina betsimisaraka* forma ar. *betanimena,* capturées en avril à Lambomakandro.

TANANARIVE. — IMPRIMERIE NATIONALE
Tirage : 1 500 exemplaires
Dépôt légal : septembre 1961, 3e trimestre [1756-61]
Directeur de la publication : M. Renaud PAULIAN, directeur de l'I.E.C., Brazzaville

Source : MNHN, Paris

EMPLACEMENT DES PLANCHES

		Pages
Planche	I	8
	II	24
	III	68
	IV	84
	V	100
	VI	116
	VII	132
	VIII	148
	IX	164
	X	180
	XI	196
	XII	212
	XIII	228
	XIV	244
	XV	260
—	XVI	276
	XVII	292
—	XVIII	308
—	XIX	324
	XX	340
	XXI	356
	XXII	380
	XXIII	388

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

FAUNE DE MADAGASCAR

Fascicules publiés

I. — Odonates Anisoptères, par le Dr F.-C. FRASER, 1956. 900 fr.
II. — Lépidoptères *Danaidæ*, *Nymphalidæ*, *Acræidæ*, par R. PAULIAN, 1956 ..... 800 fr.
III. — Lépidoptères *Hesperiidæ*, par P. VIETTE, 1956..... 700 fr.
IV. — Coléoptères Cerambycidæ *Lamiinæ*, par S. BREUNING, 1957 ..... 1.700 fr.
V. — *Mantodea*, par R. PAULIAN, 1957 ..... 600 fr.
VI. — Coléoptères *Anthicidæ*, par P. BONADONA, 1958.... 950 fr.
VII. — Hémiptères *Enicocephalidæ*, par A. VILLIERS, 1958. 700 fr.
VIII. — Lépidoptères *Sphingidæ*, par P. GRIVEAUD, 1959... 1.200 fr.
IX. — Arachnides, Opilions, par le Dr R. F. LAWRENCE, 1959 ..... 800 fr.
X. — Poissons des eaux douces, par J. ARNOULT, 1959... 1.500 fr.
XI. — Insectes. Coléoptères *Scarabaeidæ*, *Scarabaeina* et *Onthophagini*, par R. PAULIAN; *Helictopleurina*, par E. LEBIS, 1960 ..... 1.200 fr.
XII. — Myriapodes. Chilopodes, par le Dr R. F. LAWRENCE, 1960 ..... 1.200 fr.
XIII. — La Zoogéographie de Madagascar, par R. PAULIAN, 1961 ..... 3.500 fr.
XIV. — Insectes. Lépidoptères *Attacidæ*, *Eupterotidæ*, par P. GRIVEAUD, 1961 ..... (sous presse)
XV. — Insectes. Aphaniptères, par le Médecin Colonel LUMARET, 1961 ..... (sous presse)

Fascicules en préparation

Hémiptères *Tingididæ*, par C. DRAKE. — *Reduvidæ*, par A. VILLIERS.
Orthoptères *Acrididæ*, par V. DIRSH.
Coléoptères *Dynastidæ*, par P. BOURGIN. — *Cerambycidæ Cerambycinæ*, par A. VILLIERS et S. BREUNING. — *Cerambycidæ Prioninæ*, par M. C. FERREIRA.
Lépidoptères *Papilionidæ*, par G. BERNARDI et R. PAULIAN. — *Amatidæ*, *Lymantriidæ*, par P. GRIVEAUD. — *Agaristidæ*, par R. VIEU. — *Arctiidæ*, par H. de TOULGOET.
Diptères *Culicidæ*, par A. GRJEBINE.
Crustacés Décapodes Brachyoures, par A. CROSNIER.
Echinodermes, par G. CHERBONNIER.
Oiseaux, par J.-J. PETTER et A. PETTER-ROUSSEAUX.

Les prix sont indiqués en francs C. F. A.

IMPRIMERIE
NATIONALE
TANANARIVE

Source : MNHN, Paris